



TITLE:

コハコベとミドリハコベの比較生態学的研究(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

三浦, 励一

CITATION:

三浦, 励一. コハコベとミドリハコベの比較生態学的研究. 京都大学, 2001, 博士(農学)

ISSUE DATE:

2001-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3183592>

RIGHT:

新制

農

824

コハコベとミドリハコベの比較生態学的研究

三浦 励 一

2001

コハコベとミドリハコベの比較生態学的研究

三 浦 励 一

2001

コハコベとミドリハコベの比較生態学的研究

目 次

序論	1
第1章 本研究で扱ったハコベ類の分類に関する文献的検討	4
1. 欧州におけるハコベ類の分類学的研究	4
2. 学名の混乱 : <i>Stellaria media</i> と <i>S. neglecta</i> の場合	6
3. 学名の混乱 : <i>Stellaria media</i> と <i>S. pallida</i> の場合	8
4. 日本の「コハコベ」と「ミドリハコベ」について	8
5. 帰化種イヌコハコベについて	11
6. 摘要	12
第2章 京都市に分布するハコベ類の同定および生態分布	14
1. 調査方法	15
2. 結果	17
3. 考察	27
4. 摘要	30
第3章 自然集団における発芽パターンと個体群動態	32
1. 調査地および調査方法	33
2. 結果	35
3. 考察	40
4. 摘要	42

第4章 発芽習性とその変異	44
1. 材料および方法	45
2. 結果	49
3. 考察	57
4. 摘要	59
第5章 開花期の制御様式とその変異	61
1. 材料および方法	63
2. 結果	66
3. 考察	75
4. 摘要	79
総括	82
謝辞	88
引用文献	90
Plate	97
Summary	99

序 論

人為的攪乱を受ける立地に生育する植物群，すなわち広義の雑草は，耕地雑草 (agrestals) と人里植物 (ruderals) に大別される (沼田, 1962; Baker, 1965; 笠原, 1971; Holzner, 1982)。Baker (1965) は，雑草の特質を理解するための研究の枠組みとして，雑草と，それに近縁であるが雑草的でない分類群の比較が有効であることを指摘した。この中で Baker が耕地雑草と人里植物の共通点を強調したのに対し，Barrett (1988) は，両者の生活史戦略のあり方は，人為的攪乱の様式の差異に応じて異なるであろうと予想した。しかし，Baker 以後，このような視点からの研究に多く用いられてきたのは路傍や空き地の雑草 (人里植物) であって，耕地雑草をとりあげた例は少ない (Barrett, 1988)。日本では，特に水田雑草に関して，Barrett が引用したもの以外にもいくつかのすぐれた研究がなされてきたことを指摘しておかなければならないが (例えば，松村, 1967; 伊藤, 1989; 小林, 1984a; b; 山末, 1992)，畑雑草に関してこれに対比しうるものは片岡 (1990) によるメヒシバの研究などわずかである。本研究は，これらの視点をひきつぎ，コハコベとミドリハコベの比較により，雑草が示す適応，すなわち「雑草性 (weediness)」の理解に資することを目的としたものである。

コハコベ *Stellaria media* (L.) Vill. は世界に広く分布するナデシコ科の一年生雑草で，温帯を中心にその雑草害が問題となっている (Holm *et al.*, 1977; 竹松・一前, 1993)。日本においては，コハコベは麦畑，野菜畑をはじめとして，果樹園，茶園，桑園，飼料畑等，水田を除くあらゆる農耕地において主要雑草の中に数えられている (伊藤, 1993; 草薙ら, 1994)。関東以西では主要には冬作の雑草であるが，高冷地および東北・北海道地方においては夏作でも問題となる (渡辺, 1978; 1986)。畑地開墾後の熟畑化にともなう雑草植生遷移の系列上においては，コハコ

べは熟畑に特徴的な草種の一つと位置づけられている（菅原，1978；伊籐，1993）。

一方，比較対象としてとりあげるミドリハコベ *S. neglecta* Weihe は，ヨーロッパからアジアにかけて分布する一年草である（北村・村田，1964；大井，1978）。その生育地は生け垣，林縁，路傍，空き地などであり（Sobey, 1981; Ankei, 1982），農耕地で問題になっているという報告はない^注）。Komatsu（1970）はコハコベとミドリハコベの生理・生態についていくつかの比較を行い，ミドリハコベが秋に発芽して翌春開花結実するのに対し，コハコベは年に数回発芽して，短期間に開花結実すること，発芽温度域はミドリハコベよりコハコベにおいて広いことなどを報告した。これは断片的な観察にもとづくものではあるが，両種の生育地の差異を説明しうる重要な指摘である。

ところで，コハコベとミドリハコベの分類学上の取扱いには相当の混乱があり，実際の同定も容易ではない。「ミドリハコベとコハコベは同じ所に生育，繁殖し，形態が類似しているので区別しにくく，両者をハコベと総称している」（竹松・一前，1993）などの記述が見られるばかりでなく，図鑑においてさえ両種を混同している例がある（沼田・吉沢，1978）。そこで本研究においては，供試材料の分類学的な吟味にかなりの労力を割いた。はじめに第1章において，既存の分類学的知見とその混乱を整理し，これまで認識が不十分であった帰化植物イヌコハコベ *S. pallida* (Dumort.) Piréについても若干の記述を行った。第2章においては，京都市におけるコハコベとミドリハコベの生態分布を述べるとともに，染色体数を含む分類形質について検討した。

本論第3および4章においては，コハコベを耕地雑草，ミドリハコベを人里植物として位置づけ，第3章においては生活環と個体群動態について，第4章においては発芽特性について検討した。これは，比較生態学的な視点から「耕地雑草の条件」を明らかにすることをねらったものである。ところが，コハコベは農耕地ばかりでなく非常に幅広い生育地に分布するし（Sobey, 1981; Ankei, 1982），ミドリハコベ

の生育地もやはり多様である。両種の種内変異を考慮しなければ、観察された「種間差」は恣意的なものとなるおそれがある。本論第4章の一部および第5章においては、この点を検討するため、京都市の気候的には概ね同一と考えてよい範囲内のさまざまな生育地から両種の種子を採集し、その中から種内変異を代表するように系統を選んで供試した。そして第4章においては発芽の、第5章においては開花の制御様式に関して検討を行った。この2形質をとりあげたのは、これらの過程が一年草の生活史の骨格をなすこと、生活史戦略の差異が量的ではなく質的なものとして現れる可能性が大きいこと、人為的攪乱が適応度に影響を与える最も決定的な段階であると考えられることなどの理由による。第6章では、以上の各章で明らかになった知見をもとに、コハコベとミドリハコベの生活史戦略に関して総合的な議論を行った。

注) 北海道および奄美大島において、ミドリハコベが畑雑草となっている場合があることを、日本植物調節剤研究協会の渡辺 泰博士および東京農業大学の宮浦理恵博士より、それぞれご教示いただいた。今後の研究を要する興味深い問題であるが、本論の範囲では考慮しないことにする。

第1章 本研究で扱ったハコベ類の分類に関する文献的検討

コハコベ、ミドリハコベおよびイヌコハコベの3種は、欧州で *Stellaria media* complex (Whitehead & Sinha, 1967) あるいは *Stellaria media* group (Chater & Heywood, 1964) とよばれていることからわかるように、分類の難しいグループであると認識されている。3種のうち、*S. media* はもっとも幅広い分布と変異をもち、一方では *S. neglecta* との、また一方では *S. pallida* との間で命名上の混乱を引き起こしている。しかし、*S. neglecta* と *S. pallida* の間では形態や生態の隔たりが大きく、両種が混同されたことはないようである。

本章では、まず、このようなハコベ類の分類について、欧州での研究を中心に概観した後、*S. media* と *S. neglecta* および *S. media* と *S. pallida* のそれぞれの間の学名の混乱をときほぐす作業をおこなう。次に、わが国の図鑑等におけるハコベ類の取扱いについて検討する。また、これまで日本では認識が不十分であった *S. pallida* についても記述する。

1. 欧州におけるハコベ類の分類学的研究

ハコベ類の biosystematics としては、まず Peterson (1936) が先駆的かつ広範な研究を行った。Peterson はヨーロッパ各地からハコベ類の種子を入手して栽培し、形態と染色体数を調査するとともに交配実験を行った。染色体数は *S. media* について $2n=42, 44$, または 42 ± 2 , *S. neglecta* について $2n=22$ または 44 , “*S. apetala* Ucria” (= *S. pallida*) について $2n=22$ を報告した。交配実験の結果、染色体数の異なる分類群間の交配では発芽力のある種子が得られないか、または F_1 の種子稔

性が非常に低かった。以上の結果から Peterson は、*S. media* と *S. neglecta* を別種として扱うのが相当であると結論づけた。しかし、 $2n=44$ のものは両種に含まれ、これをどのように扱うかという問題は残された。

Sinha & Whitehead (1965) はイギリス産のハコベ類の花粉母細胞を観察し、*S. media* について $n=22$ 、*S. neglecta* と *S. pallida* について $n=11$ を報告した。また、Whitehead & Sinha (1967) はイギリス産のハコベ類の標本をもとに、花、果実、種子の形態形質の多変量解析を行った結果、3 種をかなり明瞭に分けることができた。

Scholte (1978) は Peterson と同様に、欧州大陸部の各地から種子を収集し、栽培して形態と体細胞染色体数を調べた。*S. pallida* ($2n=22$) は形態的に他の 2 種から容易に分けることができた。*S. media* ($2n=40$) と *S. neglecta* ($2n=22$) は、花弁、種子、花粉の大きさおよび種子表面の突起の形態において、変異はやや連続的ながら区別することができた。ところが、地中海地方に分布する $2n=44$ の型はいずれの形質においても幅広い変異を示し、一方では $2n=40$ の *S. media* と、他方では $2n=22$ の *S. neglecta* と形態的に区別することができなかった。 $2n=44$ の型が分布しない欧州中部では 3 種は染色体数および形態により明瞭に区別することができた。

以上の知見を総合すると、問題となるのは $2n=44$ の型であり、その分布域は地中海沿岸からコーカサスにかけてとイギリスになる。このうちイギリスのものは、Whitehead & Sinha (1967) によれば、形態的には明瞭に *S. media* であるらしい。地中海周辺地域は *S. media* および *S. neglecta* の両種について特徴のある変種が記載されている地域でもあり (Chater & Heywood, 1964)、ハコベ類の変異の集積地といえよう。

以下に、Scholte (1978) のまとめによるこの群の分類形質を要約しておく。

S. neglecta $2n=22$.

がくには腺毛がある。花弁は 2.5-4mm, 雄蕊は 10 個, 花粉粒は $35-40\ \mu\text{m}$, 種子は 1.1-1.4mm。種子の突起は大きく, 円頭またはわずかに鋭頭。

S. pallida $2n=22$.

がくは無毛, または軟毛があるが腺毛はない。花弁はないかまたは微小で 1mm 未満, 雄蕊は 1-2 個, 花粉粒は $34\ \mu\text{m}$ 未満, 種子は 0.9mm 未満。種子の突起は非常に小さいが, まれに大きく鋭頭。

S. media $2n=40$.

がくには軟毛または腺毛がある。花弁は 1.1-3.1mm, 雄蕊は 3-5 個またはより多数, 花粉粒は $30-45\ \mu\text{m}$, 種子は 0.9-1.3mm。種子の突起は小さいが, ときに *S. neglecta* に似ることもある。

4 倍体 ($2n=44$), *S. media* + *S. neglecta*.

がくには腺毛がある。花弁は 2.5-4mm, 雄蕊は 10 個, 花粉粒は $35-50\ \mu\text{m}$, 種子は 1.0-1.6mm*。種子の突起は大きくて鋭頭。(*原文には 1.4-1.6mm とあるが, 図と一致しないので誤記と思われる。)

2. 学名の混乱: *Stellaria media* と *S. neglecta* の場合

Stellaria media という学名の命名者としては, 文献によって (L.) Villars または (L.) Cyrillus の 2 通りが見られる。文献調査の過程で, この混乱の波及は意外に大きいことがわかってきた。まず, これらの学名のバシオニムは *Alsine media* Linnaeus (1753) である。しかし *Alsine* は縁の遠い種の寄せ集めであることが認識され, Villars (1789) によって解体された (McNeil, 1962)。このとき *A. media* は *Stellaria* に帰属させられ, 新組み合わせ *S. media* (L.) Vill. がつくられた。ところ

が、Cyrillus (Cirillo) が Villars より早い 1784 年に、「*Alsine media* は 10 個の雄蕊を持つので、*Stellaria* に帰属させるべきである」という趣旨の意見を述べていた。Cyrillus の記述は国際植物命名規約第 33.1 条の要件を満たさないため、*S. media* という学名の正式な発表とはみなされないが (Burnat, 1892 を参照) , おそらく 19 世紀から 20 世紀初頭にかけて、*Stellaria media* (L.) Cyrillus という学名が広く通用していた時期がある。これが単なるプライオリティの問題であればそれほど大きな混乱は残さなかったかもしれない。この記述の中で、Cyrillus が「雄蕊は常に 10 個」と述べていることがさらなる問題の発端となった。*S. media* の雄蕊数は通常 3 ~ 5 個である点は Linnaeus (1753) をはじめ多くの研究者の認識が一致するところである。実は、Cyrillus が見ていた植物は、当時まだ記載されていなかった *S. neglecta* であった可能性が高い。しかし、Cyrillus の記述に従った植物学者は、「*S. media* の雄蕊は 10 個」と理解したことになる。

以上の経緯からみて、文献に *S. media* (L.) Cyr. と表記してある場合、それは *S. media* (L.) Vill. と *S. neglecta* Weihe を混同している可能性が高い。*S. media* (L.) Vill. と表記していても、*S. neglecta* に言及していない場合、やはり *S. neglecta* (*S. media* var *procera*) を含む恐れがあるので注意が必要である。

具体例を挙げると、Morton (1972) に顕微鏡写真として載っている “*S. media* (L.) Vill.” の種子は大きな三角形の突起を持っており、*S. neglecta* である可能性が高い。Baskin and Baskin (1976) の発芽試験の材料は *S. media* (L.) Cyrillo と記してあるが、実際には *S. media* (L.) Vill. のことなのか *S. neglecta* なのかわからない。実験結果は私が *S. neglecta* で得たもの (第 4 章) と非常によく似ている。実際のところ、北米の多くの研究者は *S. media* (L.) Vill. と *S. neglecta* とを区別していないようである。北米の主要な植物誌をいくつか調べてみたところ、*S. neglecta* は載っておらず、*S. media* の雄蕊の数は両種の範囲を含む 2-10 あるいは 3-10 となっていた (Abrams, 1944; Fernald, 1950; Hitchcock, 1964) 。

3. 学名の混乱 : *Stellaria media* と *S. pallida* の場合

花弁のないハコベ類に対しても多くの学名が与えられ、分類が混乱してきた (Whitehead and Sinha, 1967)。Flora Europaea では、無花弁のもののうちコハコベと同程度の大きさのものを *S. media* var. *apetala* とし、萼や種子がこれより小さいものを *S. pallida* として区別しているが、その後の研究はこの扱いを支持していない。染色体数が *S. media* では $2n=40\sim44$, *S. pallida* では $2n=22$ と異なっているので、問題は *S. media* の染色体数をもつ無花弁品があるかどうかにある。この群の変異を詳しく調べた Whitehead and Sinha (1967) および Scholte (1978) はそのようなものを見出しておらず、むしろ花弁のない $2n=22$ のものがかなりの変異を含みつつ、*S. media* とは別の一群をつくることを示唆している。Flora Europaea の *S. media* var. *apetala* の概念はその中に含まれてしまう。Sobey (1981) も指摘しているとおり、文献に *S. media* var. *apetala* Gaudin として出てくるものは、*S. pallida* に相当する可能性が高い。*S. media* var. *apetala* のタイプの実体は、結局はつきりとししない (Whitehead and Sinha, 1967)。なお、上記の無花弁種に対しては *S. pallida* より古い *S. apetala* Ucria (*S. media* var. *apetala* Gaudin のバシオニムではない) があてられたこともあったが、やはりタイプの実体が判然とししないようで (Whitehead and Sinha, 1967), 最近では一般に *S. pallida* のほうが用いられている。

4. 日本の「コハコベ」と「ミドリハコベ」について

わが国の標準的な植物図鑑類（植田，1991）において，ハコベ類 2 種の学名は *Stellaria media* (L.) Vill. および *S. neglecta* Weihe で一致している。しかし，和名の方は北村・村田（1964）および北川（1982）がそれぞれをハコベ，ミドリハコベとしているのに対し，大井（1978）ではコハコベ，ミドリハコベである。笠原（1976）は *S. neglecta* のほうをハコベとし，*S. media* をコハコベとしている。和名には命名規約がないので正誤を論ずるのは無意味であるという意見もあるが，現実には分類学以外の分野では和名しか表記されない場合も多いのであるから，可能な限りその根拠を明らかにしておくことが望ましい。

まず，「コハコベ」は，牧野富太郎（Makino, 1923）が，「ハコベ *Stellaria media* (L.) Cyr.」の新変種として記載した var. *minor* Makino に対して与えた和名である。牧野はこの変種について，

“Though this variety is now found commonly in Japan, it is probably a naturalized plant.”

と述べている。

次に，和名「ミドリハコベ」のほうは大井（1942）の命名である。この記述は重要であるので，抜粋することにする。

「牧野博士はハコベに変種コハコベを記載せられ，（中略）確かに二つの型が存在する。（中略）第一の種類は牧野先生の鋭い観察によって区別されたコハコベであつて畑やその他の陽光のよく当る場所に最も普通の植物で，学名は *Stellaria media* (Linn.) Vill.（異名略：引用者）が良いと思はれる。（中略）他の種類は飯沼慾斎や牧野博士のハコベに相当するのであるが，ハコベの和名は此の両品の区別されなかつた以前から存在して居り，しかもコハコベ程普通でもなくて本邦に於ける分布も狭く此植物にのみ残すのは如何かと思はれるので之れにミドリハコベの新名を付し，ハコベの名は此の二つの植物の総称として用ひたい。事実此の二つを変種又は亜種として取扱ふのも決して不合理ではない。学名は別種とすれば *Stellaria neglecta* Weihe であるが変

種とすれば *Stellaria media* var. *procera* Klett et Richter が正しい。」

つまり、牧野 (1940) のいう「はこべ」 (*S. media* Cyr.) は *S. neglecta* だという。牧野は「はこべ」について、「十雄蕒」としている。先述の、Cyrillus に端を発する混乱が、日本にまで波及していたということになる。以上の経緯から、混乱を避けるためには、和名の用法は大井 (1942, 1978) に従うのがよいと考えられる。

それでは、コハコベは牧野が推測するように帰化植物であって、それ以前は日本には分布しなかったのであろうか。久内 (1950) の「帰化植物」や長田 (1972) の「日本帰化植物図鑑」にとりあげられているせいか、帰化植物と考えている人が多いようで、最近では鷲谷・森本 (1993) や榎本 (1997) の帰化植物リストにも載せられている。しかし、実際には牧野、久内、長田のいずれも、コハコベが帰化植物であるとは明言していない。コハコベが帰化植物 (新帰化植物) であるという見解の出所は、牧野の “probably” を付した記述以外にない。

実は、日本に生育するコハコベとミドリハコベを最初に区別したのは、牧野ではなく Franchet and Savatier (1874) である。この書には *S. media* (L.) Vill. と *S. neglecta* Weihe の両方がのっており、*S. media* については「生育地は耕地や路傍。日本ではふつうにみられる」という旨の記述がある。この書は Savatier が 1866 (慶応2) ~1871 (明治4) 年にかけて日本で採集した標本にもとづいて書かれたものであることから、コハコベが江戸時代、あるいはそれ以前から畑などに普通に生えていたと考えてもおかしくはない。特に帰化植物であるという根拠のないものは帰化植物扱いしないという慣例に従い、当面、コハコベは帰化植物 (新帰化植物) のリストからはずしておくのがよいと思われる^{脚注)}。

注) このことが実際に農業生産上の問題となったことがある。新春に市販されるパック入りの「春の七草」中、「はこべら」として利用されているのは一般にコハコベである。しかし、「これは帰化植物で、偽物」とする研究者の見解がある地方新聞に掲載され、生産農家の間に混乱を招いた (2000年)。

5. 帰化種イヌコハコベについて

次章で述べるように、京都市では市街地を中心にコハコベに似た花卉のない植物が広く見られ、形態から欧州の *Stellaria pallida* に相当するものと推定された。しかし、日本の植物誌・図鑑にも、帰化植物図鑑等にも、これに関する記述を見出すことができなかった。さらに文献を探したところ、これによく似たものが1978年に千葉県船橋で採集され（土屋，1978），杉本（1980）により欧州原産の *S. media* var. *apetala* Gaudin と同定され、イヌコハコベの和名を与えられていることがわかった。杉本は Chater & Heywood（1964）（*Flora Europaea*）を典拠としている。しかし、先述のように、*S. pallida* と *S. media* var. *apetala* を分けた *Flora Europaea* の扱いには問題がある。京都市の材料の染色体数を調べるとともに、杉本の同定に用いられた標本を調べる必要があった。

京都産の *S. pallida* には萼が全く無毛の型と密に開出毛のある型とがある。萼の毛の有無だけでなく、無毛の型は全体繊細、葉色は薄く、種子は直径 0.6-0.7 mm、成熟時淡黄褐色であるのに対し、萼が有毛の型は草型・葉色はコハコベに似、花序はやや密につまり、種子は直径 0.7-0.8 mm、成熟時橙褐色であるなどの差異がある。*Flora Europaea* に従えば前者は *S. pallida*、後者は *S. media* (L.) Vill. var. *apetala* Gaudin にあたり、杉本の同定にもうなずける点はある。

1989年から1991年にかけて京都市内の8地点で採集した無花卉品（有毛型3集団、無毛型5集団）の種子を発芽させ、染色体を観察してみると、有毛・無毛にかかわらずすべて $2n=22$ であった（次章）。イヌコハコベの和名が与えられた船橋産標本の行方はわからなかったが、その重複標本を採集者の土屋氏から提供していただくことができた。これは京都産の有毛型に似て、全体さらにやや大きめであった。確認のため1996年3月にあらためて船橋を訪れてみたところ、住宅地の路傍に同様の植物が多く生育していた。その種子を採集し、発芽させて染色体数を調べ

てみると、やはり $2n=22$ であった。

文献に報告されている *S. pallida* のかなり大きな変異 (Whitehead and Sinha, 1967; Scholte, 1978) や染色体数を考えると、京都および船橋で採集された個体はいずれもこの種の中に含めてよいと考えられる。T I や K Y O に数点ずつある欧米産の標本の中には、日本でみられる有毛型と無毛型の中間に見えるものもある。欧州における多様な変異のうち、日本には2種類の型が帰化した可能性が高い。この種の和名としては「イヌコハコベ」をそのまま用いてよいであろう。S A P, T I, M A K, K Y O, S H O の各標本庫を調査した範囲では、土屋氏採集の1978年の標本がわが国における初記録であり、帰化年代は1970年代と推定される。ちなみに、山浦 (1977) が「花卉なきハコベ」として報告しているものは、写真からみてもコハコベと交配している点からみても、イヌコハコベではなくコハコベの変異品と思われる。

イヌコハコベは原産地の欧州では砂丘、砂質土壌の畑地や空き地、マツ林に生育するとされている (Chater and Heywood, 1964; Jalas and Suominen, 1987; Clapham *et al.*, 1958; Hegi, 1979)。帰化した北米大西洋岸でもやはり砂地に多く生ずるとされ (Morton, 1972)、また日本で初めて採集された船橋も河口に立地し砂質土壌の多い土地である。砂丘に立地する園芸作地帯などでは、気づかれぬまま拡がっている可能性もあるので、注意が必要であろう。

6. 摘 要

本研究でとりあげるハコベ類には学名にも和名にも混乱がみられるので、既存の分類学的文献を調査し、以下のように整理した。

- 1) 欧州においては *Stellaria media* (L.) Vill. ($2n=40, 44$) , *S. neglecta* Weihe

($2n=22, 44$) および *S. pallida* (Dumourt.) Piré ($2n=22$) の3種が一般にはそれぞれ種として扱われているが、 $2n=44$ の染色体数をもつものは *S. media* および *S. neglecta* の間で形質が連続し、全体として complex をなすことが認められている。

2) *Stellaria media* (L.) Cyr. という学名が広く用いられたことがあったが、これは *S. media* と *S. neglecta* を混同したものと考えられ、文献に現れている場合には注意が必要である。

3) 無花卉の種を *S. pallida* と *S. media* var. *apetala* に分けた Flora Europaea の扱いはその後の研究からは支持されず、染色体数が $2n=22$ である限り、前者に含めてよいと考えられる。

4) *S. media* および *S. neglecta* をさす和名には図鑑等においても不一致があるが、それぞれコハコベ、ミドリハコベが最も適当である。

5) コハコベは帰化植物とされているが、そのように扱う根拠が見あたらないので、当面、帰化植物のリストから外すべきである。

6) イヌコハコベと名づけられていた帰化種は *S. pallida* にあたることがわかった。

第2章 京都市に分布するハコベ類の同定および生態分布

雑草には同定の困難なものや学名が混乱しているものが多く、これが分布や生態に関する情報を蓄積する上での障害となってきた (McNeil, 1976; 山口, 1992)。すでに明らかになったように、ハコベ類もその例外ではない。本章で述べる調査は第4および第5章で供試する系統の収集を目的として行われたものであるが、確実な同定と分布の把握のため、ここでその結果をまとめておくことにする。

ハコベやミドリハコベの生態分布に関しては、京都で行われた調査が2例ある。Komatsu (1970) は両種とも人里のさまざまなハビタットに同程度の優占度で生育するが、耕地に限ってみればコハコベの優占度ははるかに高いことを報告した。Ankei (1982) は京都市大原の山間から人里にかけての、ハコベ属7種を含む群落の植生を Bray-Curtis 法によって序列化し、コハコベのハビタットを都市的 (urban)、ミドリハコベのハビタットを農村的 (village) と特徴づけた。本研究における分布調査はこれらと部分的に重複することになるが、供試系統に関わる基礎的な資料として掲げる。

前章でも明らかになったように、ハコベ類の同定を標本のみによって確実に行うのは極めて困難であり、染色体数の情報を加えることが望ましい (Scholte, 1978)。ここではまず、収集した約500個体のうち約1割 (実際はその自殖後代) の染色体数を調べて種を確定し、次にこれらの個体の分類上重要な形態形質を測定して判別基準を明確にし、次いでその基準に基づいて他のすべての系統の同定を行う、という手順を踏むことにした。形態形質としては、わが国の主要な植物誌 (北村・村田, 1964; 大井, 1978; 北川, 1982) を参考に、主たる分類形質と考えられる種子の大きさと形、種子表面の突起の形態および花の雄ずい数を調査した。

1. 調査方法

(1) 系統の収集およびハビタットの記録

1989 年 5 月初旬から 6 月初旬にかけて、京都市の盆地部から北山とよばれる山間部にかけての合計 106 地点において、ハコベ類の収集を行った。収集の際は主に原動機付自転車、山間部にあつては徒歩で移動しながら、発見したハコベ類集団から成熟種子のついた植物体を採集し、乾燥保存した。各集団からは原則として 5 個体を採集したが、2 種あるいは形態的に異なる 2 型以上が混生していることが現地でわかった場合はそれに応じて採集個体数を増やした。ある地点から採集した後は、約 500 m の範囲でこれに近接する集団は採集対象から除いた。また、この範囲を越えて初めて目についた採集可能な集団を選ぶことによって、集団が生育する立地等の諸条件についてはできるだけ無作為に近い抽出となるよう心がけた。

サンプリングの際には採集地点の植生について簡単な記述を行った。記録事項は土地利用、主要な草本種、および対象となるハコベ類の生育量である。ハコベ類の生育量は、DAFOR 尺度 (Dominant-Abundant-Frequent-Occasional-Rare; Fowler and Cohen, 1990) によって 5 段階に評価した。コドラート法による標準的な植生調査をしなかったのは、時間を節約し調査地点を増やすためと、ハビタットの様態が多様で、調査方法を画一的に設定することが難しかったためである。同時に出現した各草種についても、被度などを個別に測定することは省略し、単に各調査地において相観による優占度が高い 5 草種を記録するのみとした。

(2) 分類形質の調査

a) 染色体数

採集したサンプルから、採集地・ハビタットが偏らないように 45 集団を選び、

1 集団当たり 1～3 個体について体細胞染色体数を調べた。この際、採集した個体そのものではなく、採集種子から育成した個体に袋掛けをして得られた S1 種子、または S2 種子を発芽させ、その幼根を供試した。なお、前章でも述べたイヌコハコベは、1989 年の調査では 5 集団が発見されたが、このうち染色体数を確認したのは 3 集団についてのみであった。そこで、1991 年 4 月に追加して別の 5 集団を調査し、野外で採種した種子をそのまま発芽させて染色体数を調べた。

種子休眠の打破と染色体観察法については予備実験が必要であった。催芽のためには初期には刺傷処理を用いていたが、これは非常に手間がかかるので、後には硝酸カリウム溶液浸漬に代えた。また、発芽（発根）当日はまだ細胞分裂が始まっていず、反対に発芽後日数が経過するとしだいに根端が細くなって取り扱いが難しくなるため、発根後 1～2 日目の主根がもっとも観察に適していることがわかった。また、分裂組織が非常に小さいため、酵素解離・ギムザ染色法では分裂像を発見するのが困難で、押しつぶし法の方が適していることがわかった。

以上の検討の結果、最終的に採用した方法は以下の通りである。まず硝酸カリウムの 0.2% 水溶液で湿らせた濾紙上に種子を置き、明条件で最適温度（15℃恒温または 10/20℃各 12 時間の変温）に置くことにより発芽させた。発根後 1～2 日目の根端約 1 cm を採取し、蒸留水中、0℃で 24 時間前処理した後、酢酸：エタノール 1：3 の混液で固定・保存した。この根端をバイアル中で 1 N の塩酸に浸漬し、60℃で 10～15 分間処理して組織を解離し、次いで酢酸カーミン液に移して染色した。プレパラートは押しつぶし法によって作成した。観察は 1000 倍の位相差顕微鏡によった。各系統あたり少なくとも 2 枚のプレパラート（すなわち 2 個体以上）を観察し、染色体数が一致することを確認した。

b) 種子の形態

染色体数を計数できた系統を対象として、野外で採集した始めの標本についていた種子の大きさおよび表面の小突起の形態を計測した。ハコベ類の種子はおおよそ

円盤形をしており、その一端に珠柄付着部（へそ）がある。へそを通る直径、これに直交する直径、および種子の厚さをノギスを用いて測定した。前2者の直径の相乗平均を、以下、単に「直径」と呼ぶことにする。なお、直径の測定値には種子表面の突起の長さを含む。これは、突起を除いた直径を測定することが困難であったためと、肉眼で見たときに直径と感じられるのは突起を含んだ大きさであるためである。突起自体の大きさは、双眼実体顕微鏡を用いて拡大写真をとり、これを引き延ばしたプリント上でノギスを用いて計測した。へその反対側にある突起のうち典型的なもの1個を選び、その高さとし、基部の幅を計測し、各個体当たり5個の種子についての平均値を求めた。

c) 栽培個体の雄ずい数

1989年春の調査で採集した種子を同年秋に播種し、プラスチックカップに植えて圃場に置き、育成した。栽培法の詳細は次章で述べる。翌年3月中旬から5月上旬にかけて、各採集個体に由来する家系から無作為に2～3個体をえらび、それぞれ3個の花蕾を採取し、エタノール・酢酸混液につけて固定・保存した。後にこれを双眼実体顕微鏡下で観察し、雄ずい数を計数した。

2. 結 果

(1) どのような分類群が存在するのか

前項で述べた調査の順序とは相違するが、説明の都合上、はじめに分類群の整理を行い、その後に各分類群の生態分布について述べることにする。京都市内の107地点から採集したハコベ類約500個体の大部分は、大井(1978)に従って、コハコベ *Stellaria media* (L.) Vill. またはミドリハコベ *S. neglecta* Weihe のいずれかに容易に同定できた。問題のある個体は次の3つの場合に分けられた。

- A. 花弁がなく、全体および種子が小さく、がくの基部に暗赤色のしみがあるなどの特徴をもつもの。これは前章で述べたように、帰化種イヌコハコベ *Stellaria pallida* (Dumort.) Pire と同定された。
- B. 種子稔性がきわめて低く、種子は著しく大きく (Plate 2-U) , その他の形質においてはコハコベともミドリハコベとも判定しかねるもの。以下、半不稔型 (semi-sterile type) と呼ぶことにする。
- C. 一部の形質においてコハコベとミドリハコベの中間的であるため、いずれとも断定しかねるもの。

形態から明らかにコハコベおよびミドリハコベと同定された個体の自殖後代における染色体数は、それぞれ $2n=40$ および 44 であった (Table 2-1) 。また、イヌコハコベの 1989 年に収集した 3 集団の後代および 1991 年に追加収集した 5 集団の種子を調べた結果、前章で述べた有毛型・無毛型にかかわらず、すべて $2n=22$ であった (Table 2-1) 。これらのうち各種数系統について、体細胞染色体の分裂中期像を Plate 1 に示す。上記 B の稔性の低い系統は種子の発芽・成長とも不良で、しかも根端を他の系統と同様に処理しても鮮明な染色体像が観察されず、染色体数を確定することができなかった。上記 C の、形態的にはコハコベともミドリハコベとも断定しかねていた系統は、染色体数を考慮し、そのいずれかに判定した。例えば、accession no. 89-56-2 は種子の形態はミドリハコベと同様であるが、雄ずい数が 5 前後と少なかった。染色体数は $2n=44$ であったため、ミドリハコベとしてよいと考えられた。また、accession no. 89-68-1 (Plate 2-F) は全体コハコベに似るが、種子の突起がやや鋭頭で、雄ずいは 4 ~ 7 個とやや多かった。染色体数は $2n=40$ で、コハコベと判定された。

以上のように、染色体数が判明した系統の、分類上重要な形態形質を Figs. 2-1, 2-2 および 2-3 に示した。イヌコハコベと半不稔型は他の群と明瞭に区別されるので、以下ではコハコベとミドリハコベの差異について検討する。まず、1989 年に

Table 2-1. Somatic chromosome number of accessions of *Stellaria* spp. collected in Kyoto.

Acc. no.	Locality	Habitat	Photo*	Acc. no.	Locality	Habitat	Photo*
2n =40, <i>Stellaria media</i>				2n =44, <i>Stellaria neglecta</i>			
2-2	Ichijoji	Field levee		10-6	Iwakura	Field levee	
6-3	Miyakehachiman	Vegetable field		31-5	Kitashirakawa	Urban roadside	
13-4, 5	Iwakura	Vegetable field		32-1	Kitashirakawa	Urban roadside	L
21-1	Matugasaki	Vegetable field		34-3	Kitashirakawa	Urban roadside	M
25-3	Kamigamo	Vegetable field		39-3	Iwakura	Hill roadside	
33-1, 3, 4	Kitashirakawa	Urban roadside		40-3	Iwakura	Streamside	N
42-1	Iwakura	Urban roadside	A	41-2, 5	Iwakura	Streamside	
43-5	Ichijoji	Vegetable field	B	44-9	Ichijoji	Streamside	O
44-2	Ichijoji	Streamside	C	47-5	Mt. Uriu, Kitashirakawa	Mountain path	
51-3	Tanaka	Urban roadside	D	48-4	Mt. Daimonji	Streamside	
58-7	Kojinguchi	Urban roadside		56-6	Tanaka	Urban roadside	
60-5	Karasuma-Anekoji	Urban roadside		59-2, 4	Kyoto Gosho	Park	
61-4, 5	Higashi-Honganji	Urban roadside		61-10	Higashi-Honganji	Urban roadside	
66-1	Karasuma-Kitaoji	Urban roadside	E	64-2	Horikawa-Imadegawa	Urban roadside	P
68-1	Nikenjaya	Field levee	F	68-2	Nikenjaya	Field levee	Q
75-6	Kurama	Hill roadside	G	75-1	Kurama	Hill roadside	
79-7	Ohara	Bank of river		76-5	Kibune	Hill roadside	R
84-2	Ohara	Field levee	H	86-10	Kumogahata	Hill roadside	
89-1	Nishioji-Oike	Urban roadside		90-2	Higashioji-Niomon	Urban roadside	
97-2	Iwakura	Vegetable field		2n =22, <i>Stellaria pallida</i> (calyx pubescent)			
98-1	Iwakura	Vegetable field	I	62-7	Horikawa-Takatsuji	Urban roadside	S
105-2	Sizuhara	Field levee	J	91-412-1	Ichijoji	Urban roadside	
106-3	Kumogahata	Streamside	K	91-417-1	Nishioji-Ichijo	Urban roadside	
*Photographs of seeds on Plate 1.				2n =22, <i>Stellaria pallida</i> (calyx glabrous)			
				46-5	Shimogamo	Urban roadside	
				97-6	Iwakura	Vegetable field	T
				91-412-2	Shugakuin	Vegetable field	
				91-412-3	Iwakura	Fallowed field	
				91-414-1	Kamidachuri	Urban roadside	

採集した種子の大きさを Fig. 2-1 に、またその一部の写真を Plate 2 に示した。直径はコハコベで 0.97 mm (S.D.= 0.06; $n=25$) , ミドリハコベで 1.03 mm (S.D.= 0.07; $n=19$) とほとんど差がなかったが、厚さではコハコベで 0.56 mm (S.D.=0.04; $n=25$) , ミドリハコベで 0.49 mm (S.D.=0.03; $n=19$) となり、コハコベの方が厚みがあった。直径に対する厚さの比をとるとこの差はさらに明瞭になり、コハコベで 0.58 (S.D.=0.03; $n=25$) , ミドリハコベで 0.48 (S.D.=0.02; $n=19$) となった。

次に、種子外縁の突起の形態を Fig. 2-2 に示した。突起の基底部の幅はコハコベもミドリハコベも同程度であるが、突起の高さはコハコベで平均 48 μ m (S.D.=

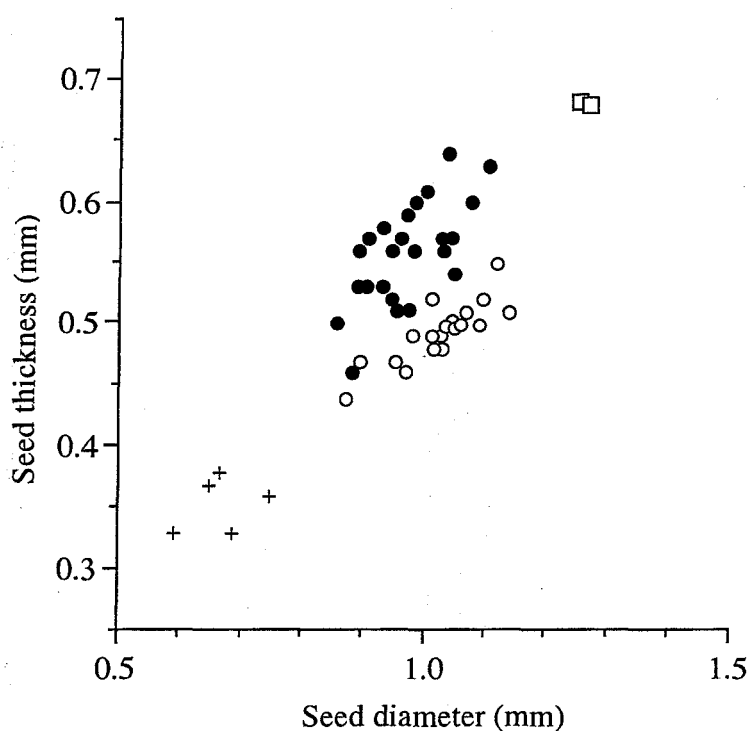


Fig. 2-1. Seed size of *Stellaria media* ($2n=40$, ●), *S. neglecta* ($2n=44$, ○), *S. pallida* ($2n=22$, +) and the semi-sterile type (chromosome number unknown, □) collected in Kyoto.

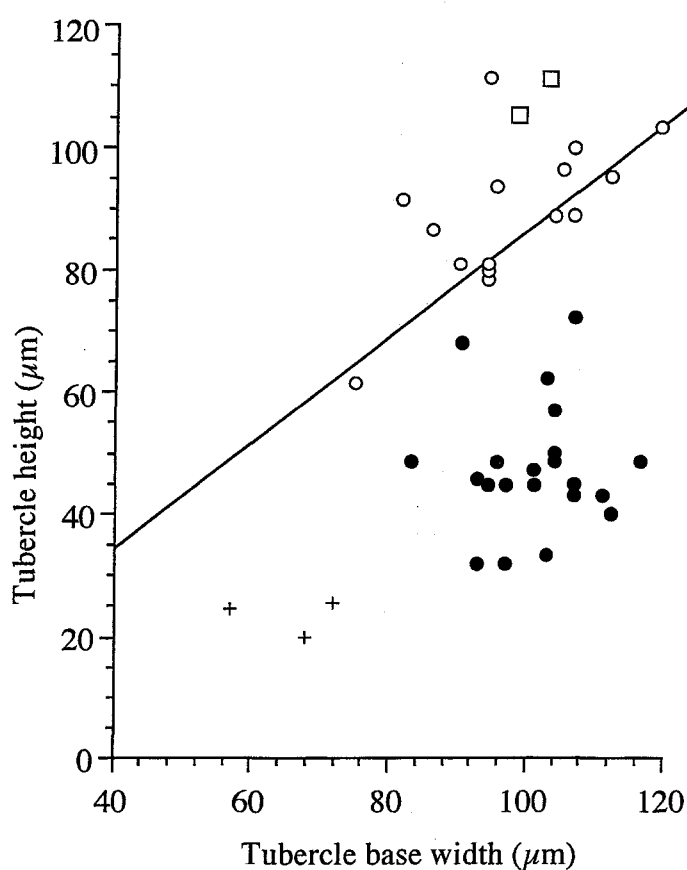


Fig. 2-2. Shape of seed tubercle in *Stellaria media* ($2n=40$, ●), *S. neglecta* ($2n=44$, ○), *S. pallida* ($2n=22$, +) and the semi-sterile type (chromosome number unknown, □) collected in Kyoto. The straight line indicates the ratio of the height to the base width of equilateral triangles.

10 ; $n=21$) , ミドリハコベで平均 104 μm (S.D.= 14 ; $n=15$) と大きな差があった。基底部の幅に対する高さの比を比較すると、ミドリハコベでは正三角形の底辺と高さの比 ($\sqrt{3}:2$) にほぼ等しいか、または大きく、コハコベではこの比よりも小さかった。

次に、栽培個体で調べた雄ずい数を Fig. 2-3 に示した。平均値としてはコハコベで 3～6 個、ミドリハコベで 5～8 個と全体としては明らかな差があったものの、

個体内でも花によるばらつきがかなりあった。種間の重なりが大きいため、雄ずい数のみでコハコベとミドリハコベを区別することは困難である。図鑑等ではミドリハコベの雄ずいは 10 個とされているものが多いが、栽培した個体では完全な 10 個の雄ずいをもつ花はむしろ少なかった (Fig. 2-3)。詳しいデータは得ていないが、雄ずいが 10 個に満たない花は野外でもふつうに見られた。また、栽培個体について観察したところでは、特にミドリハコベで、生育後期になって株が老化してくると雄ずい数が減少する傾向にあった。

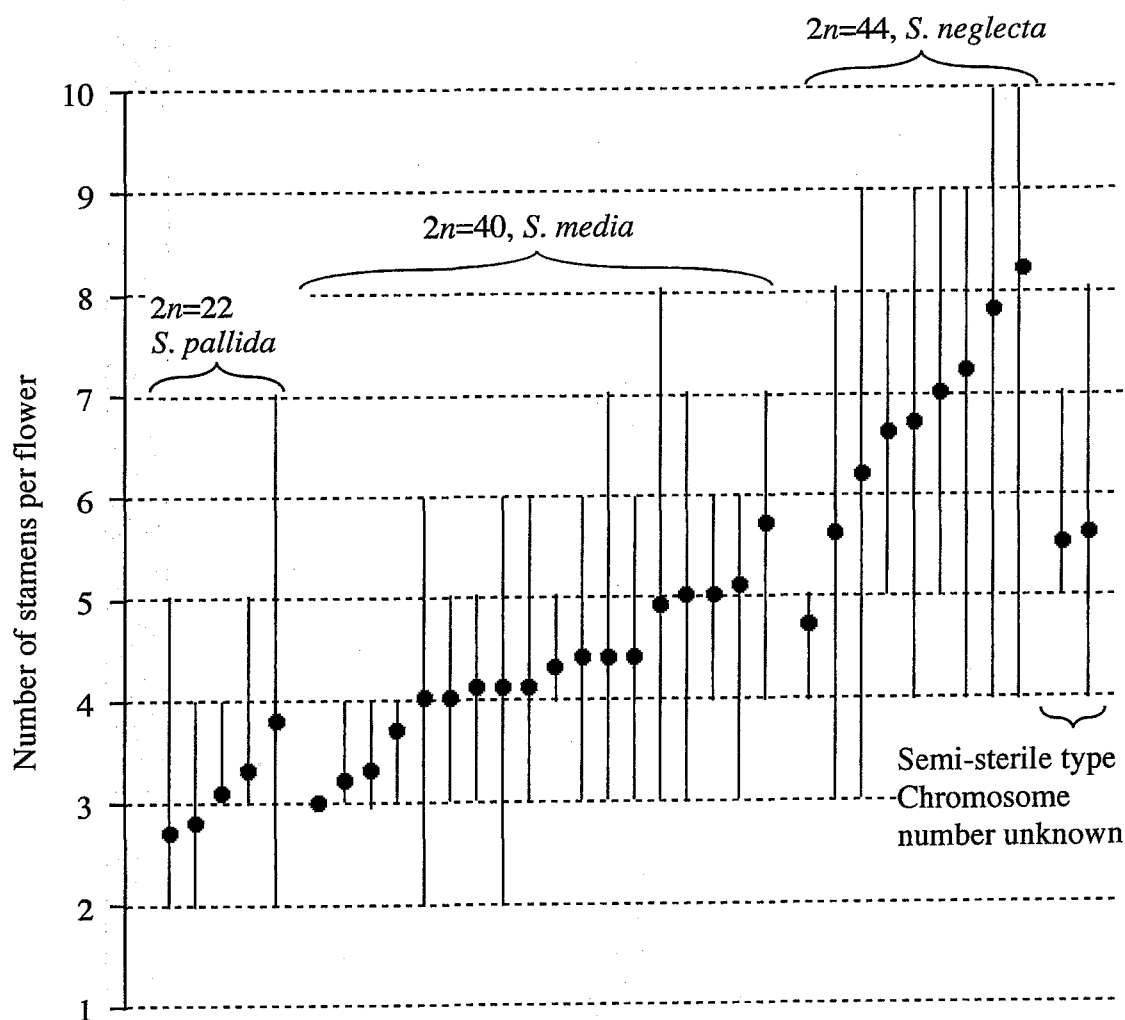


Fig. 2-3. Number of stamens per flower (mean and range) in *Stellaria* spp. collected and grown in Kyoto.

(2) 京都市における生態分布

採集した個体を上記のように主に種子の形質によって分類し、京都市内における分布を Fig. 2-4 に示した。コハコベとミドリハコベは調査地域のほぼ全域に分布していた。京都市においておよそ市街地に相当する標高 100 m 以下の盆地部には両種とも密に分布していた。分布を示す点が盆地の北東部で特に密になっているのは出発地である京都大学周辺での調査頻度が高くなってしまったことによるものである。市街地での両種のハビタットは道路沿いの街路樹の植えマスの中、生け垣の下、花壇などで、混生している場合も多かった。両種の分布の差異としては次の点が注目される。まず、山地の中の小盆地である大原、静原、岩倉のそれぞれ中心部と、鴨川の扇状地である上賀茂地区においてはコハコベが多く (Fig. 2-4A)、ミドリハコベが少ないように見える。これは、これらの地域が近郊農業地帯であり、畑地にコハコベが優占していたことを反映している。次に、標高 100 m 以上の地域で主要な道路のない部分では、コハコベはまれで、ミドリハコベが点々と分布する。このような場所でのミドリハコベのハビタットは、主として林道と山林の境界の、いわゆるソデ群落であることが多かった。林道もない山中では両種ともに全く発見されなかった (このような場所に生育していたハコベ属植物として、ミヤマハコベ *S. sessiliflora* Yabe, サワハコベ *S. diversiflora* Maxim., アオハコベ *S. uchiyamana* Makino var. *apetala* (Kitam.) Ohwi が挙げられる)。沢沿いの開けた場所や砂防堤に土砂が溜まった場所では、コハコベ・ミドリハコベともまれに見いだされた (このような場所に生育していたハコベ属植物として、他にノミノフスマ *S. alsine* Grimm. var. *undulata* (Thunb.) Ohwi, ウシハコベ *S. aquatica* (Linn.) Scop. が挙げられる)。イヌコハコベは市街地と近郊農地にのみ見られた。1989 年の調査での採集地点数は 5 カ所のみであったが、1991 年の追加調査では、市街地の路傍にはかなり広く、ふつうに分布していることがわかった。半不稔型は北山とよばれる京都市北部の山間部の路傍に見られ、例外なくミドリハコベと混生していた。

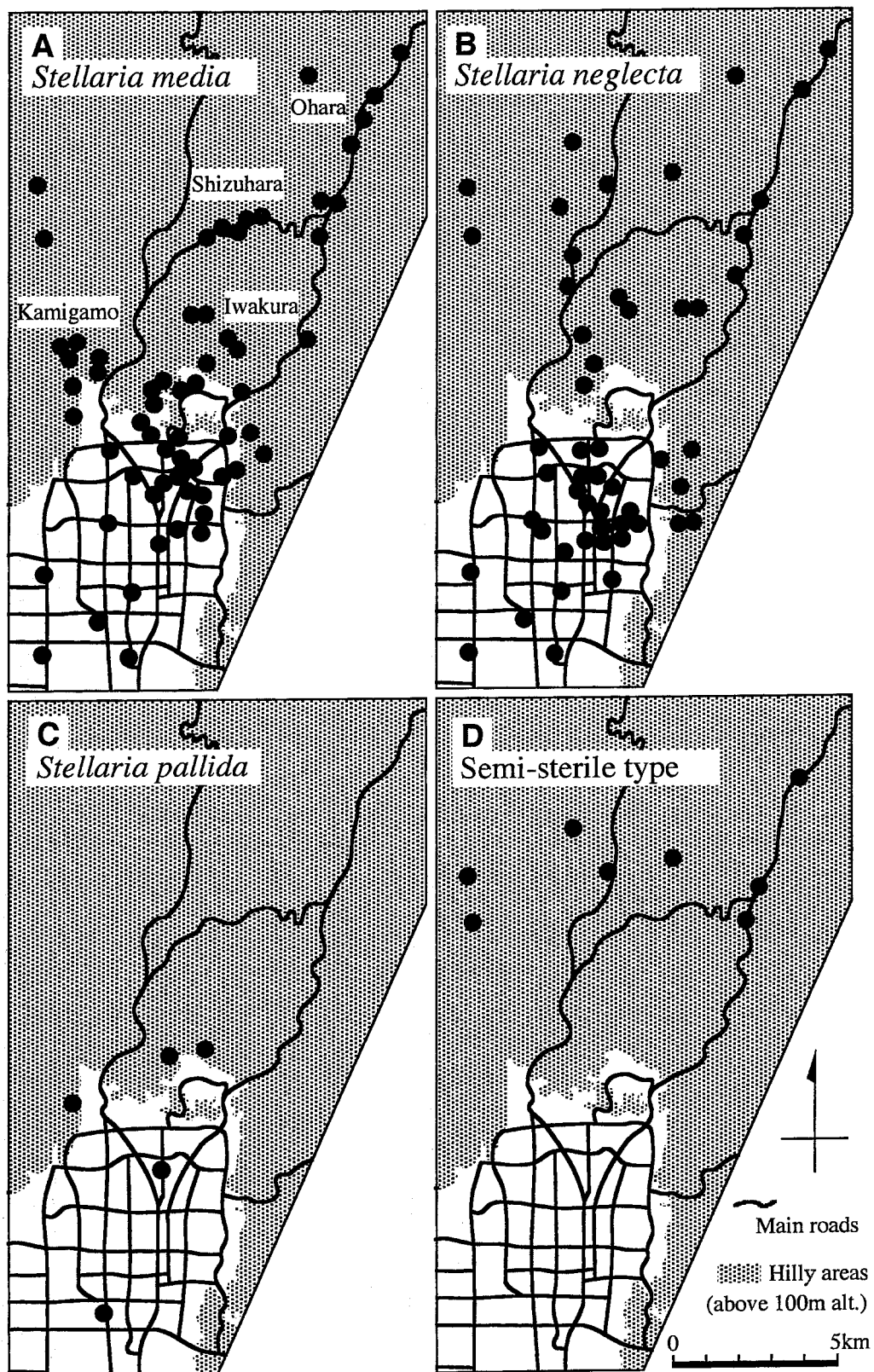


Fig. 2-4. Distribution of *Stellaria* spp. in Kyoto.

以上の生育地を立地条件（土地利用）によって分類し、Table 2-2 にまとめた。コハコベとミドリハコベはいずれもよく似た多様なハビタットに分布していた。しかし、畑地においてはコハコベが非常に多く見られたのに対し、ミドリハコベはほとんど見られなかったことが顕著な違いである。畑地でミドリハコベが記録された1カ所では、見つかったのは少数個体のみで、その畑地の外縁にはより多くのミドリハコベが生育していたことから、種子が持ち込まれて一時的に生育したにすぎないと考えられた。一方、山間部の路傍では、分布図（Fig. 2-4）でも見られたとおりコハコベよりミドリハコベの方が多かった。

コハコベが採集された畑地 23 地点の作目は、タマネギ（4 地点）、エンドウ（3）、キャベツ（3）、ジャガイモ（3）、アブラナ属葉菜（2）、カブ（1）、ダイコン（1）、ネギ（1）、コムギ（1）、ハウレンソウ（1）、ニンジン（1）、レ

Table 2-2. Habitat of *Stellaria* spp. in Kyoto.

Habitat	Number of populations encountered			
	<i>S. media</i>	<i>S. neglecta</i>	<i>S. pallida</i>	Semi-sterile
Cultivated field	23	1 ¹⁾	3	
Fallowed field	3			
Field levee	6	6		
Streamside and exposed riverbed	5	6		1
River bank	3	3		1
Roadside in urban area	17	22	2	5
Roadside in hill area	3	12		
Others	3 ²⁾	2 ²⁾		1 ²⁾
Total	63	52	5	8

1) A few individuals in a small vegetable garden dominated by *S. media*.

2) Including a mixed population of *S. media*, *S. neglecta* and the semi-sterile type in a paddy, which was probably a transient one.

タス（１），および植え付け直後のピーマン（１）であった。冬野菜を中心に，作目を選ばずに発生しているといえる。コムギ畑の１例は，市街地近くにあつて，水田・野菜畑と輪換されていた場所であつた。またジャガイモ畑も近郊農地の多種多様な園芸作物の中に組み込まれたもので，大産地の普通畑とは異なり，園芸畑とみなしてよいものであつた。調査地域内にはまとまった果樹園もなかつた。小規模なカキ園で採集された１集団は，Table 2-2 では畑地ではなく「その他」の項に入れた。

裏作を行っていない水田（冬期休閑田）には，調査した４群のハコベ類はほとんどみられなかつた。耕起前の水田にコハコベ，ミドリハコベ，半不稔型の３者が混生していた場所が大原北部に１地点あつたが，個体密度が低かつたこと，周辺の同様の水田には３種ともまったく見られなかつたことから，偶然，土壌や農業資材とともに種子が持ち込まれた一時的な集団であると考えられた。

コハコベまたはミドリハコベが多く見られた畑地，市街地の路傍，山間部の路傍の３種類のハビタットにおける両種の生育量を５段階評価し，調査地点数で示したものがTable 2-3 である。コハコベが大きな集団をつくっている生育地は主に畑地であることがわかる。路傍にはコハコベ・ミドリハコベともみられるが，後者の方が生育地点数・生育量ともに多かつた。

ハビタットの諸環境要因を直接計測することは，本研究においてはできなかつた。かわりに，環境を特徴づける試みとして，コハコベとミドリハコベに随伴する他草種の種構成を比較した。Table 2-4 には，各調査地の優占種５種中に各草種が含まれる頻度を示した。したがって，この値は出現頻度と優占度を加味したものになっている。畑地とそれ以外のハビタットでは出現草種がかなり異なる傾向にあつたため，コハコベの随伴種はこれら２つのカテゴリーに分けて示した。コハコベ，ミドリハコベの両種に随伴して現れた頻度がもっとも高い種はスズメノカタビラであつた。このほか，ナズナ，オランダミミナグサなどの冬一年草はハビタットを問わ

Table 2-3. Number of populations of *Stellaria media* and *S. neglecta* classified by habitat and abundance.

Species	Abundance class		Habitat			
			Cultivated field ¹⁾	Roadside		Others
				Urban area	Hill area	
<i>S. media</i>	Dominant	2)	6			
	Abundant		7		1	
	Frequent		5	5		3
	Occasional		3	7		5
	Rare		4	4	1	8
<i>S. neglecta</i>	Dominant	2)				1
	Abundant			6	2	
	Frequent			8	4	4
	Occasional			3	1	4
	Rare		1	4	2	10

1) Including fallowed fields.

2) Coverage > 30%.

ず、ハコベ類に随伴する頻度が高かった。スズメノテッポウ、ホトケノザ、コアカザ、オオイヌノフグリの4種の一年草は畑地においてコハコベと強く随伴する傾向にあったが、畑地以外では少なく、またミドリハコベとも随伴していなかった。また、多年草のヨモギやタンポポ類は、畑地にはほとんどみられないが、他のハビタットでコハコベおよびミドリハコベの両方とよく随伴していた。

3. 考 察

京都市で採集されたハコベ類は、染色体数の異なる3種、コハコベ ($2n=40$)、ミドリハコベ ($2n=44$)、イヌコハコベ ($2n=22$) に半不稔型 (染色体数不明) を

Table 2-4. Association of *Stellaria media* and *S. neglecta* with other herbaceous species as indicated by the percentage of *S. media* or *S. neglecta* stand that has each species in the column as one of the five dominant species in each stand.

Species*	Annual (a) or Peren- nial (p)	<i>S. media</i> stands		<i>S. neglecta</i>
		Cultivated field** (26 sites)	Other habitats (37 sites)	stands, all habitats (52 sites)
<i>Stellaria media</i>	a	96 %	49 %	25 %
<i>Poa annua</i>	a	50	43	38
<i>Alopecurus aequalis</i>	a	31	3	2
<i>Stellaria aquatica</i>	p	27	5	4
<i>Lamium amplexicaule</i>	a	23	0	0
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	a	19	11	10
<i>Rorippa indica</i>	p	19	8	8
<i>Chenopodium ficifolium</i>	a	15	0	0
<i>Veronica persica</i>	a	15	0	0
<i>Veronica peregrina</i>	a	12	0	0
<i>Cerastium glomeratum</i>	a	8	19	13
<i>Stellaria alsine</i>	a	8	11	4
<i>Stellaria neglecta</i>	a	4	30	44
<i>Artemisia princeps</i>	p	4	22	17
<i>Erigeron canadensis</i>	a	4	11	12
<i>Rumex obtusifolius</i>	p	4	11	4
<i>Taraxacum laevigatum</i>	p	0	19	17
<i>Taraxacum officinale</i>	p	0	14	12
<i>Ophiopogon japonicus</i>	p	0	14	6
<i>Galium spurium</i>	a	0	11	19
<i>Reynoutria japonica</i>	p	0	11	15
<i>Achyranthes japonica</i>	p	0	11	10
<i>Taraxacum japonicum</i>	p	0	11	8
<i>Boehmeria nippononivea</i>	p	0	8	12
<i>Duchesnea indica</i>	p	0	5	10

* Only those species that showed at least 10% presence are listed.

** Including three fallowed fields.

加えた4群に分類できた。コハコベとミドリハコベを形態的に判別するには種子の形態によるのが適当で、雄ずい数は典型的な場合に限って有用であることがわかった。両種の形態に関しては、大井(1942)および大井(1978)の記述はほぼあてはまり、前章で述べたように学名・和名の対応も合理的で、混乱のおそれが小さい。また、Ohwi(1965)のこれらの種に関する記述は1978年のものと矛盾がない。したがって、本論文中でのハコベ類の概念はこれらの文献に準拠することにする。ただし、このミドリハコベは欧州南部で*S. media*と峻別できない complex をつくり、 $2n=44$ の型であることには注意が必要である。帰化種イヌコハコベ *S. pallida* の概念は、杉本(1980)や *Flora Europaea* ではなく Whitehead and Sinha(1967) および Scholte(1978) に従うことにする。

京都市の北山地域で採集された半不稔型については、十分な情報が得られなかった。稔性が低いことや、コハコベとミドリハコベの中間的な形態をもつことから、Peterson(1936)が作出したような種間雑種である可能性が示唆される。しかし、疑問な点も多い。この半不稔型は、数年間の観察では一定の場所に毎年出現している。通常ミドリハコベと混生しているが、コハコベは全く、あるいはほとんど見出されない場合が多く、それほど高頻度で自然交雑が起こっているとも考えにくい。現状ではその出現・維持機構が不明のまま、半不稔型 semi-sterile type と呼んでおくにとどめる。

ハコベ類の生態分布に関する今回の調査結果は、Komatsu(1970)および Ankei(1982)による従来の結果を再確認するものとなった。すなわち、コハコベ、ミドリハコベのいずれも山間部から市街地中心部に至るまで広い分布を示し、立地条件および植生の両面からみてよく似たハビタットに生育しており、また実際に共存していることも多い。両種の差異としてもっとも顕著なのは、畑地にはしばしばコハコベが優占するがミドリハコベはほとんど侵入しないことである。畑地を除いた場合、コハコベとミドリハコベのハビタットは随伴草種の観点からみても顕著な差異

はない。ただし、生育量の点では山間部の路傍にはミドリハコベの方が多く、コハコベは少ない。畑地以外の場所ではコハコベはあまりまとまった集団をつくらない点は、次章以降で検討する発芽特性との関連から興味深い。

なお、1989年に調査した107地点を翌1990年2月に再訪したところ、コハコベの7集団とミドリハコベの2集団では、道路の補修工事、砂防堤建設、農耕地の基盤整備事業などの人為的攪乱によりハコベ類の集団が消滅していた。例数が少ないので消失率の種間比較は意味がない。しかし、これらのハコベ類のハビタットが人間の生活領域にあって、ときには個体群が消失するほどの人為的攪乱を受けていることの一端をここに見ることができよう。

4. 摘 要

第3章～第5章に述べる調査・実験の材料の同定を確実なものとするため、京都市に分布するハコベ類の染色体数、重要な分類形質および生態分布を調査した。

1) 京都市において収集した合計45集団由来のハコベ類の染色体数を調べ、コハコベについて $2n=40$ 、ミドリハコベについて $2n=44$ 、イヌコハコベについて $2n=22$ を確認した。ミドリハコベとされていたものは、欧州ではコハコベと連続するとされているサイトタイプであった。

2) コハコベとミドリハコベを判別するには種子表面の突起の形態によるのが最も確実であることがわかった。雄蕊数の変異は2種間で連続し、判別形質としてやや劣った。

3) 北山とよばれる京都市北部の山地では、種子稔性が低く、著しく大きい種子を少数つける個体が見出されたが、コハコベおよびミドリハコベとの関係は不明である。

4)コハコベとミドリハコベの生態分布は立地および随伴種からみて大きく重なり、実際に混生していることも多かった。しかし、畑地においてはコハコベがしばしば優占雑草となるのに対し、ミドリハコベはほとんどみられないという点で大きく異なった。

第3章 自然集団における発生消長と個体群動態

温帯では夏生一年草は春に、冬生一年草は秋にそれぞれ発芽する。しかし、雑草的な冬生一年草の中には早春にも副次的な発芽期を持つものや（たとえば *Papaver dubium*, Arthur *et al.*, 1973）、春から秋まで連続的に発芽するものもある（たとえばトキワハゼ, Kimata and Sakamoto, 1979）。さらに、畑地における雑草の発芽は季節的な要因でなく耕起によって誘起されることがある（Sauer and Struik 1964; Roberts and Ricketts, 1979）。全体として、一年草の発芽パターンには、季節的なものから機会的なものまで、一連の多様性があるように見える。この多様性は雑草性の程度と関連していないであろうか。

この観点から、コハコベとミドリハコベは興味ある比較対象となる。前章で述べたように、両種はいずれも都市から山間に至るさまざまなハビタットに生育するが、前者が畑地の重要雑草であるのに対し後者は畑地には侵入しないという点で大きく異なる。両種のフェノロジーの差異については図鑑等にもある程度記されており、また Komatsu (1970) はこれが畑地への侵入の有無の原因である可能性を指摘しているが、実証的な研究はなされていない。

本章では、それぞれの種の典型的なハビタットにおける年間を通しての発生消長、すなわち発芽の時間的パターンを比較検討する。このような研究においては、各個体のある表現型（ここでは出芽時期）と、各個体の適応度構成要素（生存率や種子生産数）の両者を測定すれば、その表現型に作用する自然選択を定量することが可能である（Arnold and Wade, 1984; Kalisz, 1986; Washitani and Nishiyama, 1992）。しかし、野外のハコベ類の集団では各個体が密に分枝して絡まりあった群落をつくるため、種子生産数を個体別に測定することは事実上不可能であり、したがって、形質に対しての適応度曲線（または曲面）を求めることもまたできなかった。しか

し、適応度は、前繁殖期間中の生存率と繁殖開始後の種子生産数に分解して考えることができる。そこで、前繁殖期間中の生存率のほか、種子生産数と強く相関していると予想され、しかも測定が容易な主茎節数を調査した。そして、それぞれの形質に出芽時期が及ぼす影響について個別に回帰分析を行うことにした。

1. 調査地および調査方法

(1) 調査地

1987年から1988年にかけて、京都市内のコハコベの生育地として典型的な2カ所(M1およびM2)、およびミドリハコベの生育地として典型的な3カ所(N1, N2およびN3)において調査を行った。各調査地の概況を以下に記述する。

M1：京都市大原の野菜畑。調査期間中の作目は作付順にネギ、ピーマン、ハクサイであった。人為的攪乱要因としては、毎年、春期と秋期の作付前にロータリー耕が行われていたほか、必要に応じて手取り除草が行われた。除草剤は使用されていないかった。雑草中、最優占草種は夏期にはホソアオゲイトウ(*Amaranthus patulus* Bertol.)、冬期にはコハコベであった。

M2：京都大学構内のブドウ園。毎年、2～3カ月ごとに、ロータリー耕による中耕除草が行われていた。除草剤は使用されていないかった。最優占草種は夏期にはハキダメギク(*Galinsoga ciliata* (Raf.) Blake)、冬期にはコハコベであった。

N1：京都市岩倉のスギ植林地内の沢沿いのギャップにできた草本群落。優占種はイノコヅチ(*Achyranthes japonica* (Miq.) Nakai)、カテンソウ(*Nanocnide japonica* Blume)などの多年草であったが、冬期には植被が少なくなった。また、冬季の1～2カ月間、積雪に覆われた。近年は人為的攪乱が加えられていなかった。

N2：京都大学構内のハリエンジュ(*Robinia pseudo-acacia* L.)植林下の草本群

落。夏期にはネザサ類 (*Arundinaria* sp.) が繁茂したが、これは毎年夏の終わりから秋にかけて刈り取られ、その後はスイバ (*Rumex acetosa* L.) を始めとする草本が優占していた。

N 3 : 京都大学近くの舗装道路 (御蔭通) の、アスファルト舗装された歩道に沿って設けられたエンジュ (*Sophora japonica* L.) の並木枡。踏みつけや、時折り行われる手取り除草のため、植生は疎でパッチ状であった。優占種は夏期にはスズメノカタビラ (*Poa annua* L.) , 冬期にはミドリハコベであった。

(2) 調査方法

1987 年の秋に、 0.25×0.25 m の永久コドラートを、調査群落の態様によって 6 個から 9 個設置した。ただし、N 1 においてはミドリハコベの個体密度が低かったため、 0.5×0.5 m のコドラートを 8 個とした。コドラート内で出芽した実生を 7 日から 14 日の間隔で計数し、色で番号をつけた竹串またはつま楊枝を実生のわきに立てることによって個体識別した。各回の調査において新たに出芽が確認された個体のグループを、以下、「コホート」 (cohort) と呼ぶことにする。識別された各個体は毎回の調査時に生死を確認し、また、各集団の開花始期に主茎の節数を調査した。生死の調査は各個体の開花をもって打ち切った。これは、生育後期になると個体の枝が四方に広がって互いにかみ合い、またしばしば不定根を出すため個体を単位とした生死判定が困難であったためであるが、実際、このようなステージに達した個体は耕耘のような徹底的な除草や春期から夏期にかけての条件悪化 (ミドリハコベの場合) のような要因のない限り、死亡することはまれなようであった。なお、M 1 および M 2 においては、耕起が行われることにあらためてコドラートを設置した。

M 2 においては、前章で述べたイヌコハコベが混生していることが調査中にわかった。実生の時期にコハコベとイヌコハコベを識別することは困難であったので、

両種の個体数の比は出芽から開花まで変化しないとの仮定のもとに、コハコベの個体数を推定した。両種の生活環は基本的に類似していたので、これによってコハコベの個体群動態の把握に大きな影響を与えることはないと考えられた。しかし、次に述べる適応度との関係の分析からはM2を除外した。

出芽時期が生存率に及ぼす影響は、出芽した全個体とそのうちで開花に達するまで生存することができた個体の平均出芽日の差 (S_s) および出芽時期に対する生存率の一次回帰係数 (b_s) で表した。ここで、添え字 s は survivorship を表す。 S_s は選択差 selection differential に、 b_s は selection gradient に相当するものである (Arnold and Wade, 1984; Falconer, 1989)。出芽日の差の有意性検定は Cochran-Cox の t 検定に、一次回帰係数 (b_s) の計算とその有意性検定は Fleiss (1981) によった。出芽時期が開花始期の主茎節数に及ぼす影響は一次回帰係数 (b_n) によって表し、その有意性検定は回帰分散分析によった。ここで、添え字 n は node を表す。

2. 結 果

野菜畑M1および果樹園M2において、コハコベは春期から秋期まで、断続的に発生した。作付けのための耕起や中耕除草・手取り除草が行われると、その数日後から数週間にわたって集中的な発生が起こる傾向が認められた (Fig. 3-1)。各個体は出芽の1~2カ月後から開花を始めたが、開花前または開花結実途中で、次の耕起や除草のため死亡する個体が多かった (Fig. 3-2)。ミドリハコベの発生はどの調査地においてもほぼ秋期に限られていた (Fig. 3-1)。春期の発生個体はN1においては年間総発生数の3%を占めるのみで、N2およびN3においてはほとんどなかった。秋期に出芽した個体は約200日後の翌春になって初めて開花を始め、

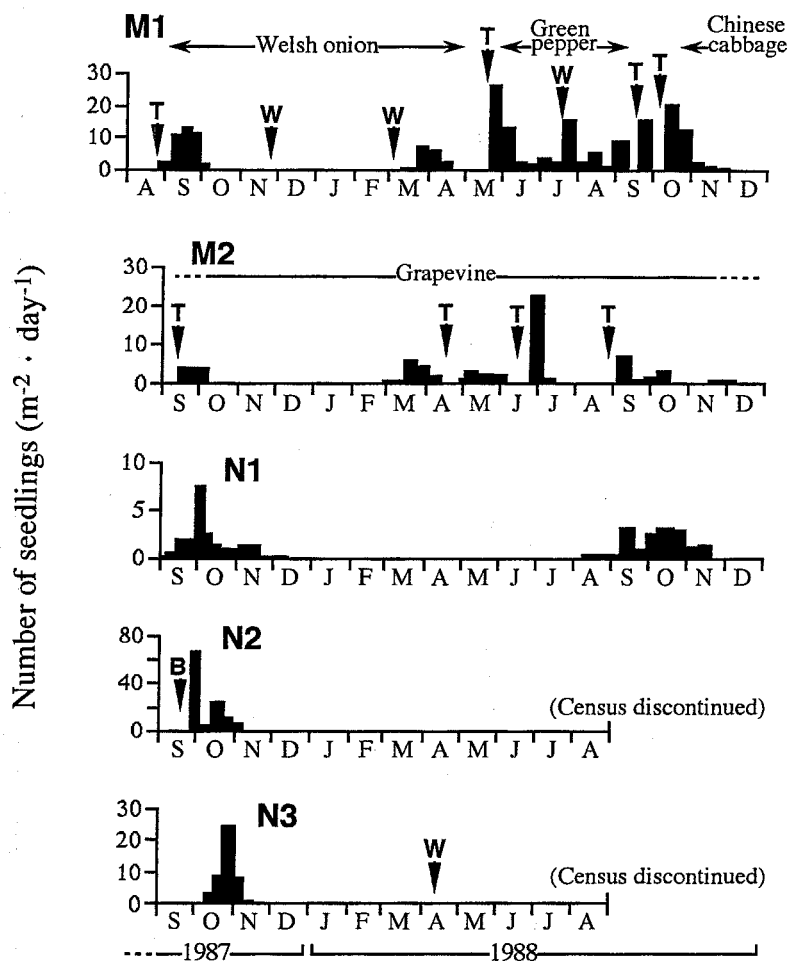


Fig. 3-1. Seasonal pattern of seedling emergence in different populations of *Stellaria media* (M1 and M2) and *S. neglecta* (N1, N2 and N3). Arrows indicate tillage (T), manual weeding (W) and brush cutting (B). Crops which are grown on the vegetable field sites (M1 and M2) are also shown.

結実後の5月から6月にかけて枯死した (Fig. 3-2)。

コホートの出芽時期と開花に至るまで生存した割合の関係を Fig. 3-3 に示したが、調査を行った単位区間内の発生数があまり少ない場合は割合を示す意味がないので、母数が10未満のコホートについては区間を合一し、母数が10以上となるようにして表示した。野菜畑M1におけるコハコベでは、耕起後早く出芽したコホート

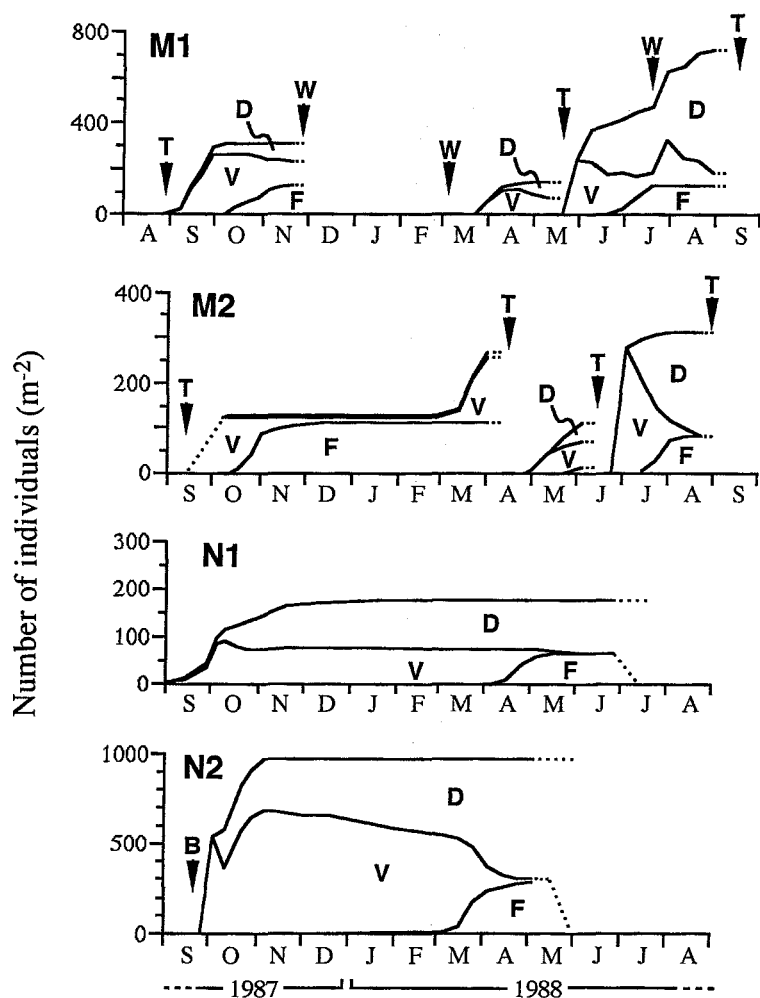


Fig. 3-2. Phenology in different populations of *Stellaria media* (M1 and M2) and *S. neglecta* (N1, N2 and N3). Cohorts were pooled and then divided into vegetative (V), flowering (F) and dead (D) fractions. Arrows indicate tillage (T), manual weeding (W) and brush cutting (B).

ほど前繁殖期間中の生存率が高い傾向にあった (Fig. 3-3)。遅れて出芽した個体の主たる死亡要因は、耕起後約3カ月後に行われた手取り除草であった。また、現地での観察から、先に発芽・成長した他個体や作物による被陰が除草に次ぐ死亡要因と推定された。ミドリハコベの場合は、これとは逆に、秋期に早く出芽した個体

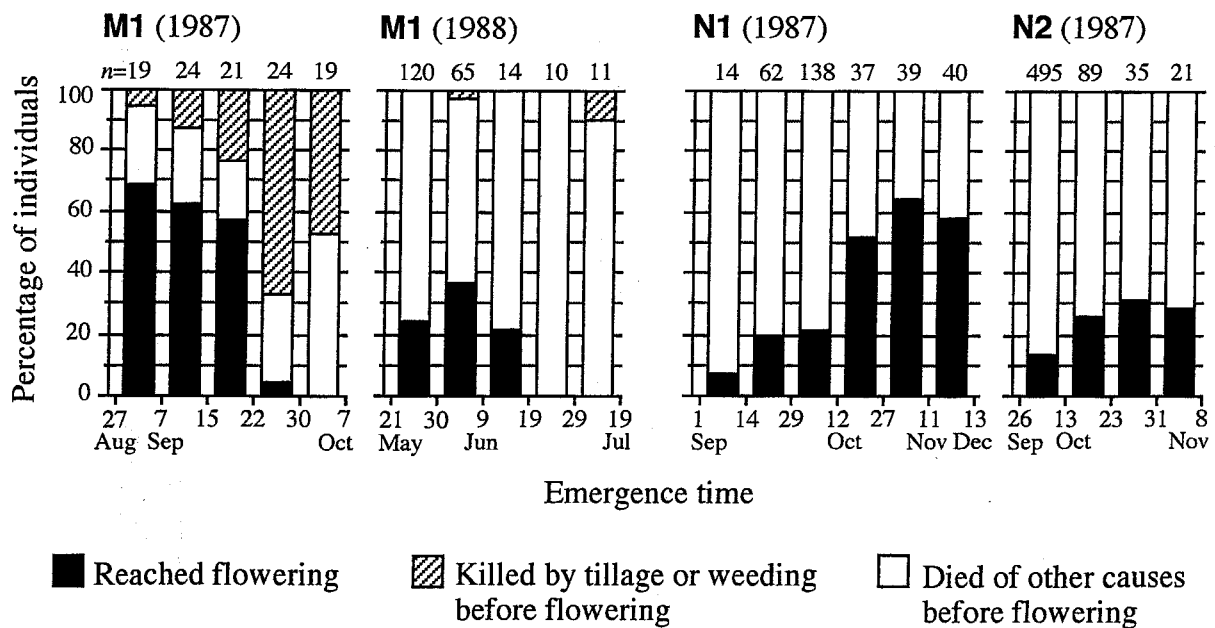


Fig. 3-3. Cohort fate in populations of *Stellaria media* (M1) and *S. neglecta* (sites N1 and N2). Any cohort of less than ten individuals has been pooled with the smaller adjacent cohorts to avoid unreliable proportions due to small sample size.

ほど死亡率が高い傾向にあった (Fig. 3-3)。早期出芽個体の死亡は主として実生期に起こり、観察から推定された主たる死亡要因は、N 1 においてはナメクジ類や鱗翅目幼虫による食害と多年草・木本による被陰、N 2 においては N 1 と同様の食害のほか、秋期の晴天による乾燥であった。

早期に出芽した個体ほどサイズが大きい傾向は両種とも同様であった (Fig. 3-4)。早期に出芽した個体は一般に基部で密に分枝し、枝先ごとに大きな二出集散花序をつけたが、遅く出芽した個体は典型的な場合まったく分枝せず、細い主茎の先端に数個の花のみからなる 1 個の花序をつけた。

以上の結果についての統計処理の結果を要約したものを Table 3-1 に示した。たとえば、野菜畑のコハコベ集団 M 1 において 8 月から 10 月にかけて出芽した個体を 5 つのコホートに分けて分析すると、前繁殖期間中の生存率は出芽日が 1 日遅く

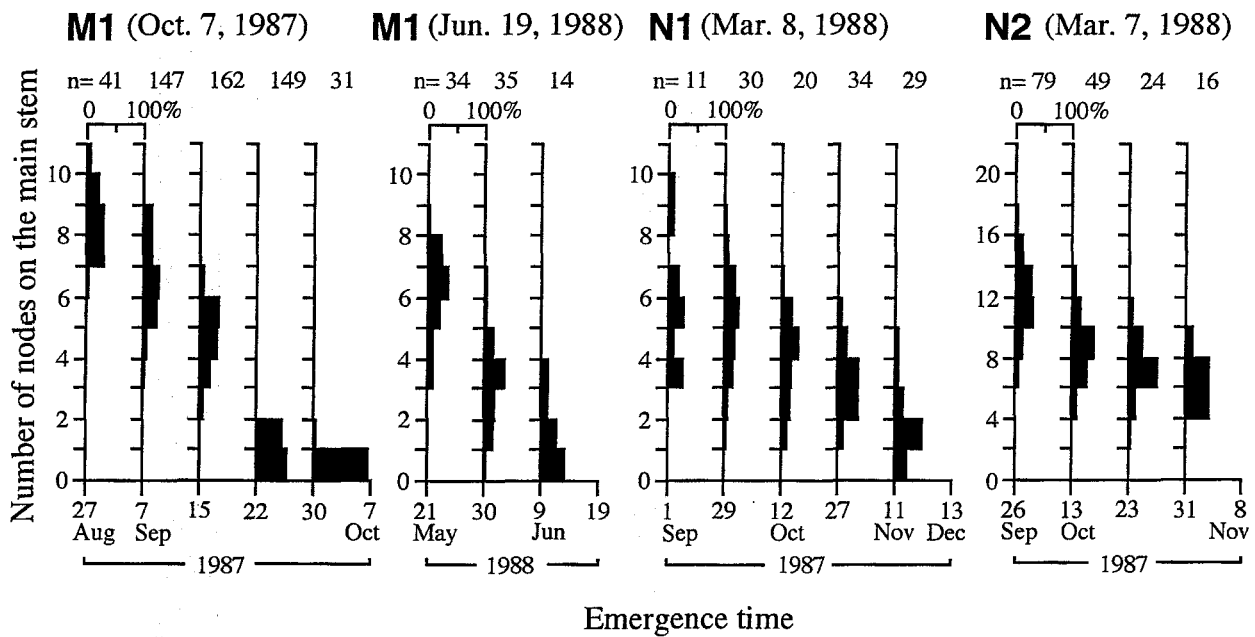


Fig. 3-4. Frequency distribution of the number of nodes on the primary stem in different cohorts of *Stellaria media* (M1) and *S. neglecta* (N1 and N2). Any cohort of less than ten individuals has been pooled with the smaller adjacent cohorts. Date of census is shown in parentheses.

なるごとに平均 2.5% ずつ低下し ($P < 0.001$) , 開花に達するまで生存することのできた個体の平均出芽日は総平均よりも 7.6 日早かった ($P < 0.001$) 。また, 開花始期 (10 月 7 日, Fig. 3-4 参照) における主茎節数は出芽日が 1 日遅くなるごとに 0.3 節ずつ少なくなった ($P < 0.01$) 。一方, 植林地ギャップのミドリハコベ集団 N1 の場合, 9 月から 12 月にかけて出芽した個体を 11 のコホートに分けて分析すると, 前繁殖期間中の生存率は出芽日が 1 日遅くなるごとに平均 0.8% ずつ上昇し ($P < 0.001$) , 開花に達するまで生存することのできた個体の平均出芽日は総平均よりも 10.6 日遅かった ($P < 0.001$) 。また, 開花始期 (3 月 8 日, Fig. 3-4 参照) における主茎節数は出芽日が 1 日遅くなるごとに 0.06 節ずつ少なくなった ($P <$

0.001)。

自然選択の方向性を示す各数値の符号に注目すると、コハコベの1集団における2回の調査では、生存率と節数のいずれもが、早く出芽した個体ほど高い値を示した。一方、ミドリハコベの2集団では、生存率に関しては遅く出芽した個体が高く、節数に関しては逆に早く出芽した個体が高い値を示した (Table 3-1)。

Table 3-1. Evaluation of natural selection on emergence date due to differences in survivorship and plant size (number of nodes on the main stem) among different cohorts.

Population and emergence period	M1 Aug. -Oct. 1987	M1 May -Jul. 1988	N1 Sep. -Dec. 1987	N2 Sep. -Nov. 1987
Number of cohorts	5	5	11	5
Number of seedlings	107	220	330	640
Number of individuals that survived to flowering	41	56	109	105
Selection gradient due to survivorship (%/day) ¹⁾	-2.50 ***	-0.48 ns	+0.82 ***	+0.67 ***
Selection differential due to survivorship (day) ¹⁾	-7.6 ***	-2.5 *	+10.6 ***	+4.0 **
Selection gradient due to number of nodes (node/day) ^{1) 2)}	-0.32 **	-0.25 ns	-0.06 ***	-0.12 **

1) Negative values indicate the advantage of earlier emergence. *, ** and ***: significantly different from zero ($P < 0.05$, 0.01 and 0.001 , respectively). ns: not significant ($P > 0.05$).

2) Calculated only for those individuals that survived to flowering.

3. 考 察

コハコベは春期から秋期にかけて耕起の直後に出芽し、短い前繁殖期間の後に開花を始め、耕起や除草によって死亡するまで開花結実を続けた。この繁殖スケジュールは、Harper (1977) の分類によれば “indeterminate annual” に相当する。一方、ミドリハコベは秋期に出芽し、200 日に及ぶ前繁殖期間を経て春期に開花結実

するという、より“determinate”な繁殖スケジュールを示した。Harper の分類では、ミドリハコベは“monocarpic winter annual”に相当する。ミドリハコベがM1やM2の環境下で発芽したと仮定すると、M1では栄養成長の途上で除草され、M2でもごく一部の個体が繁殖を始めた段階で死亡することになる。Komatsu (1970) が指摘したとおり、これがミドリハコベが畑地で存続できない大きな理由の一つであるのは疑いない。

畑地において耕起の直後に出芽するというコハコベの特性は複数の利点をもっていると考えられる。第一に、実生はそれ以前に存在していた植生との競合を免れることができる。第二に、耕起後より遅く出芽する他の植物に対して競合上優位となりうる (Ross and Harper, 1972)。第三に、攪乱の起こる間隔が個体の最大寿命より短ければ、個体の期待寿命はある攪乱が起こった直後に生育を開始することによって最大化されるであろう。

本調査においては、個体の生存率や節数と最終的な適応度との量的関係を明らかにすることはできなかった。Table 3-1 に掲げた数値の絶対値にはそれほど意味がない。しかし、選択の方向性を示す符号に注目すると、興味深い種間差を見出すことができた。コハコベでは耕起後早期に出芽した個体ほど大きく成長し、また繁殖開始までの生存率も高かった。これらの2要因はどちらも同じ方向、すなわち耕起後すばやい発芽を有利にする方向へ作用していた。一方、ミドリハコベでは、出芽時期は生存率と個体サイズとに逆方向の影響を与えた。すなわち、早く出芽した個体は大きい個体サイズを達成できる反面、死亡率が高かった。大きい個体サイズは、より長い生育期間と競合上の優位に関係していると推定される。

Venable (1984) は発芽が遅れるとともに減少する種子生産数と増加する生存率のトレード・オフにより最適出芽時期が決定されるとするモデルを提案した。上述のミドリハコベの結果はこのようなトレード・オフの存在を示唆するが、コハコベは明らかにモデルに合致しない。これまでに野生草本種について行われたさまざま

な調査結果をみると、トレード・オフの有無はまちまちである (Baskin and Baskin, 1972; Arthur *et al.*, 1973; Weaver and Cavers, 1979; Marks and Prince, 1981; Kalisz, 1986; Miller, 1987; Van der Toorn and Pons, 1988)。このことから Kalisz (1986) は、出芽時期が適応度に与える影響は複雑で、Venable が示唆したような一般的なパターンは存在しないのではないかと結論した。しかし、これらの実験を比較すると、自然集団またはそれに近い状況下で行われた実験ではトレード・オフが見出され (Baskin and Baskin, 1972; Arthur *et al.*, 1973; Marks and Prince, 1981)、実験集団では見出されない (Weaver and Cavers, 1979; Miller, 1987; Van der Toorn and Pons, 1988) という傾向があることに気づく。早期に発芽した個体ほど個体サイズや種子生産数が多い傾向は普遍的なものであろう。実験個体群では早期に出芽した個体ほど生存率が高いためにトレード・オフが存在しないのである。これは、実験集団が通常、整地された実験区に、適期に種子を播くことによって作られるため、出芽時期の早期に作用するはずの生物的・気候的死亡要因を排除してしまっていることに起因すると推測される。この意味では、畑地において作物の栽培開始に合わせて生育を始める雑草の「自然」集団は、実験集団に似た性格を持つとも言えるであろう。

4. 摘 要

コハコベとミドリハコベの典型的な生育地において、発生消長および発生個体の成長・死亡過程を比較調査し、以下の結果を得た。

1) 畑地および果樹園において、コハコベは春期から秋期にかけて断続的に、特に耕起や除草の直後に集中して発生した。発生した個体は1～2か月の短い前繁殖期間の後に開花結実を始めたが、次の耕起や除草のため、生殖成長期に達する前に

死亡する個体が多かった。

2) 非農耕地に分布するミドリハコベの発芽はほとんど秋期に限定されていた。前繁殖期間は 200 日程度と比較的長く、各個体は春期に開花結実後、自然に枯死した。

3) 農耕地のコハコベでは、耕起後早く出芽した個体は遅れて出芽した個体より大きく成長し、また次回の耕起や除草によって死亡する前に開花期に達する割合も高く、全体として耕起後速やかな発芽を有利にする選択が作用していることが示唆された。

4) 非農耕地のミドリハコベでは、秋期に早く出芽した個体ほど大きく成長することができる反面、実生時の死亡率が高く、出芽時期に関するトレード・オフが認められた。

第4章 発芽習性とその変異

植物生態学は、1960年代後半から、比較生態学や適応戦略という概念の導入により大きな転換をとげたとされる(河野, 1984)。この影響が発芽生態学に波及すると、“safe site”(Harper, 1977)、“regeneration niche”(Grubb, 1977)、“germination syndrome”(Angevine and Chabot, 1979)といった重要な概念が相次いで整備された。これ以前には、発芽における環境要求性(発芽要求性 germination requirements)は種に固有の生理的制約にもとづくもので、種の分布や生育時期がそれによって制限されるとみなされていた。現在では、光や変温など「発芽要求性」とよばれる要因のかなりの部分は、発芽にとって本質的に不可欠な条件ではなく、むしろ、発芽するにふさわしい時期や場所を検知するために種子が利用している合図(cue)であるという考えが定着するに至った(Thompson and Grime, 1983; 鷲谷, 1989; Washitani and Masuda, 1990)。こうして、発芽要求性は生活史戦略の一部として位置づけられることになる。本章においては、コハコベとミドリハコベの発芽特性を、このような観点から理解することを試みる。

ハコベ類は欧米でもありふれた植物であり、その発芽特性については古くから多くの知見が集積している(Turkington *et al.*, 1980 および Sobey, 1981 による総説)。しかし、それらの大部分は上述のように「適応戦略」以前の観点からのものであり、また実験材料や実験条件が個々に異なるため、それらを組み合わせて発芽戦略を再構成することは難しい。そこで、改めて、両種の種子が自然条件下で遭遇すると思われるさまざまな環境の主要部分をシミュレートするように実験を設定することが必要と考えられた。このような実験には多量の種子が必要であるので、まず、典型的なハビタットに生育するコハコベとミドリハコベ各1集団を選んで採種し、詳細な実験を行った。次に、種内の変異を検討するため、異なるハビタットに由来す

るコハコベとミドリハコベの合計 27 系統を栽培・採種し、特に重要と思われる発芽特性に限って実験を行った。後者の実験には、野外採種の種子を用いた実験の欠点である、親個体の経験した環境による影響 (maternal effect) を取り除く意義もある。

1. 材料および方法

実験 1. 典型的ハビタット由来の種子の発芽特性

コハコベの種子は 1988 年 5 月 16 日に京都市大原の野菜畑(前章の M 1 に隣接する部分)で採集した。ミドリハコベの種子は同年 5 月 2 日、京都市大原の植林地林縁のソデ群落から採集した。両採種地点間の直線距離は約 1.5 km で、気候条件にはほとんど差がないと考えられた。採集した種子は未熟種子や傷ついた種子を除いて精選し、シリカゲルとともに密封して数日間よく乾燥した後、実験開始まで -20℃ で保管した。この保存条件下で種子の発芽力には影響がなく、また一次休眠も維持されることを予備実験で確認しておいた。

実験の手順を要約して Fig. 4-1 に示した。種子は野外または恒温器内で貯蔵し、約 1 か月ごとに発芽試験に供した。野外貯蔵は京都大学構内の圃場で 1988 年 7 月 16 日から開始した。種子は裸地の地表または地中におかれ(以下、「野外地表貯蔵」および「野外埋土貯蔵」とよぶ)、自然の温度および水分変化にさらされた。野外埋土貯蔵に際しては種子を 50 粒ずつ薄く通気性のよいポリエステル布の小袋に封入し、畑土壌(砂壤土)を用いて素焼鉢の中に 10 cm の深さに埋め、さらにこの鉢を土壌表面の高さが地表高と一致するように地中に埋め込んだ。野外地表貯蔵に際しては、同質の布地でできた大きく平たい袋に種子を 3900 粒封入したものを 3 繰り返し用意し、地表に接するように置いた。以上の野外地表貯蔵区および野外

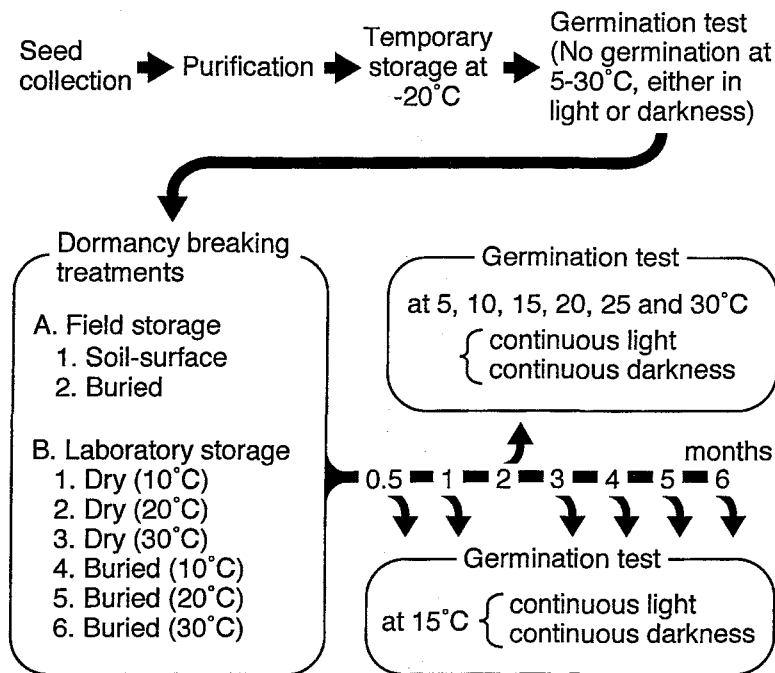


Fig. 4-1. Procedure of Experiment 4-1

埋土貯蔵区の種子は、自然の温度変化にさらされ、また降水を受けた。野外地表貯蔵区の種子の一部はやがて袋の中で発芽し、枯死した。1ヶ月毎に、袋の中の空洞となった種子を計数して取り除き、完全種子の一部を発芽試験に供し、残りの種子を袋に入れて再び野外に置いた。この際、発芽孔の開いた種皮は発芽後に死亡したもの、発芽孔が開いていないが空洞となった種皮は未発芽で死亡したものとして計数した。

恒温貯蔵に際しては、種子を 10、20 および 30°C の 3 段階の温度で風乾状態または埋土状態に置いた。恒温埋土貯蔵の場合、野外埋土貯蔵と同様に小袋に詰めた種子を、畑土壌（砂壤土）を用いて 1 万分の 1 アールのワグナーポット中に 10 cm の深さに埋めた。土壌はあらかじめオートクレーブ処理後、水分含量を約 20% (w/w) に調節し、ポットにつめた後は水分の蒸発を防ぐためにポットの上部をポリ塩化ビ

ニリデンフィルムで密封した。

発芽試験に際しては、仕切りのある透明なプラスチック箱の中に 0.7%寒天を入れて固め、この上に種子を置床して容器の蓋をした。この箱を 2 個 1 組で用意し、1 個は恒温器中で蛍光灯によるおよそ $25 \mu\text{mol} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ (400~700nm) の照明下に置き、もう 1 個は箱をアルミニウム箔と遮光ビニルシートで 2 重に包むことによって暗黒下に置いた。野外埋土貯蔵区および恒温埋土貯蔵区の種子を暗条件で発芽試験に供する際は、ポットを暗室中に持ち込み、ごく弱い緑色光のもとで掘り出し、播種作業を行った。予備実験によって、発芽の最適温度はコハコベ、ミドリハコベとも 15°C 前後であることがわかっていたので、1 か月ごとの発芽試験は通常 15°C で行った。貯蔵処理開始の 2 カ月後の 1 回、発芽に及ぼす温度の影響を調べるため、発芽試験を 5, 10, 15, 20, 25 および 30°C の 6 段階の温度で行った。照明下に置かれた箱は毎日観察し、発芽種子を計数して取り除いた。暗黒下に置かれた箱は播種後 15 日目に開封して発芽種子を数えた。幼根が種皮から突出した時点をもって発芽とみなした。以上の発芽試験の各区について、種子を 50 粒、3 繰り返して用いた。発芽率の標準誤差の計算にあたっては逆正弦変換を行った。

実験 2. 発芽習性の種間および種内変異

本実験は次章で述べる開花期の系統間比較よりも後に行われたものであるが、内容上、この章に含める。1989 年春に京都市内各所で収集した種子（第 2 章）の自殖後代 (S_2) から、ハビタットの多様性を代表するようにコハコベ 17 系統およびミドリハコベ 10 系統を選んで採種親とした（第 5 章参照）。なお、各自殖系統には当初の accession number とは別の通し番号を与えた（後出 Table 4-1）。採種親は 1992 年 11 月 19 日に播種し、実生を 430 ml 容のプラスチックカップに移植し、系統あたり約 10 鉢を育成した（詳細は第 5 章、実験 2 参照）。これらの個体から 1993 年 4 月 13 日から 5 月 3 日にかけて全系統とも 5 日毎に成熟種子を採種した。

採種した種子はビニルハウス内の直射日光の当たらない場所で3日間自然乾燥した後、順次シリカゲルとともに5℃で貯蔵した。もともとハコベ類が基本的に自殖性とされていることと、野外からの採集後2回の自殖を経ていることから、自殖系統内の兄弟個体の種子発芽特性は固定しているものとみなし、各系統約10個体分の種子を合一して以下の実験に供試した。

まず、取り播き試験として、4月18日および28日に採種した種子をそれぞれ25粒2繰り返し、それぞれ採種後3日目に寒天床に播種し、15℃、明暗交替（各12時間）で発芽率を調査した。発芽試験法の詳細は前項に準じた。

次に、休眠打破と発芽に要する温度条件を同時に、少量の種子を用いて推定することを目的として、Washitani (1987)の方法を改変した試験を行った（段階温度試験）。まず、温度上昇系（IT系）においては、5℃で乾燥貯蔵しておいた種子を7月15日に寒天床に播種して恒温器に入れ、5℃で60日間の前処理後、10日毎に2.5℃ずつ、段階的に25℃まで温度を上げ、この過程で毎日発芽数を調査した。これは、冬期から春期の温度変化を単純化してシミュレートしたものである。温度下降系（DT系）においては、25℃、60日間の前処理後、2.5℃ずつ5℃まで温度を下げ、発芽数を調査した。これは、夏期から秋期の温度変化をシミュレートしたものである。光条件は、実験期間を通して明暗交替（各12時間）とした。各系統につき、IT系・DT系それぞれ25粒4繰り返しで行った。

これとは別に、乾燥貯蔵しておいた種子を、7月15日に素焼きの鉢の深さ7 cmの位置に埋土し、これを野外の裸地に鉢内外の地表が一致するように埋め込んだ。これまでの知見から、この条件では埋土中の発芽は起こらないと予想された。これを35日後に掘り出し、15℃、明暗交替（各12時間）で発芽をみた。各系統、50粒2繰り返しで行った。

2. 結 果

実験1. 典型的ハビタット由来の種子の発芽特性

a) 種子の野外貯蔵に伴う休眠性の変化

貯蔵前の種子は5℃から30℃までのどの温度でも発芽せず、一次休眠の状態にあることが確認された。コハコベでは、野外地表貯蔵後の発芽試験における種子の発芽率は貯蔵期間とともに上昇したが、6カ月貯蔵後でも70%を超えることはなかった。しかし、野外埋土貯蔵種子はわずか15日間の貯蔵後に97%の発芽率を示し、その後は90%前後の発芽率を維持した (Fig. 4-2)。ミドリハコベの種子の発芽率は、野外地表および埋土貯蔵区のいずれにおいても同様の経過を示した。すなわち、15日間の貯蔵後では全く発芽しなかったが、61日間貯蔵後(9月15日)の試験ではほぼ100%の発芽を示し、12月の試験まで高い発芽率を維持したが、1月の試験では発芽率がやや低下した (Fig. 4-2)。

野外地表貯蔵種子の貯蔵中の発芽数、死亡数、および発芽試験における発芽率を組み合わせることにより、野外地表における種子の運命を推定した (Fig. 4-3)。コハコベでは地表で発芽した種子は全体の27%であった。発芽せずに死滅したとみなされたのは2%であった。23%は1月に至るまで休眠状態を維持していた。残りの48%は発芽試験では発芽したが野外では実際には発芽しなかった。ミドリハコベでは、種子は9月には完全に休眠から覚醒して漸次発芽し、1月までの累積発芽率は84%に達した。発芽せずに死滅した種子は1%に満たなかった。

b) 種子の恒温貯蔵に伴う休眠性の変化

恒温乾燥貯蔵されたコハコベ種子の発芽率は非常にゆっくりとしか上昇しなかった (Fig. 4-4)。恒温埋土貯蔵は種子休眠の打破効果が著しく、20℃で15日間貯蔵後の種子は明条件下で99%の発芽率を示した。ミドリハコベでは恒温乾燥貯蔵種子の休眠覚醒の進行はコハコベより速かった。また、貯蔵温度が高いほど休眠覚

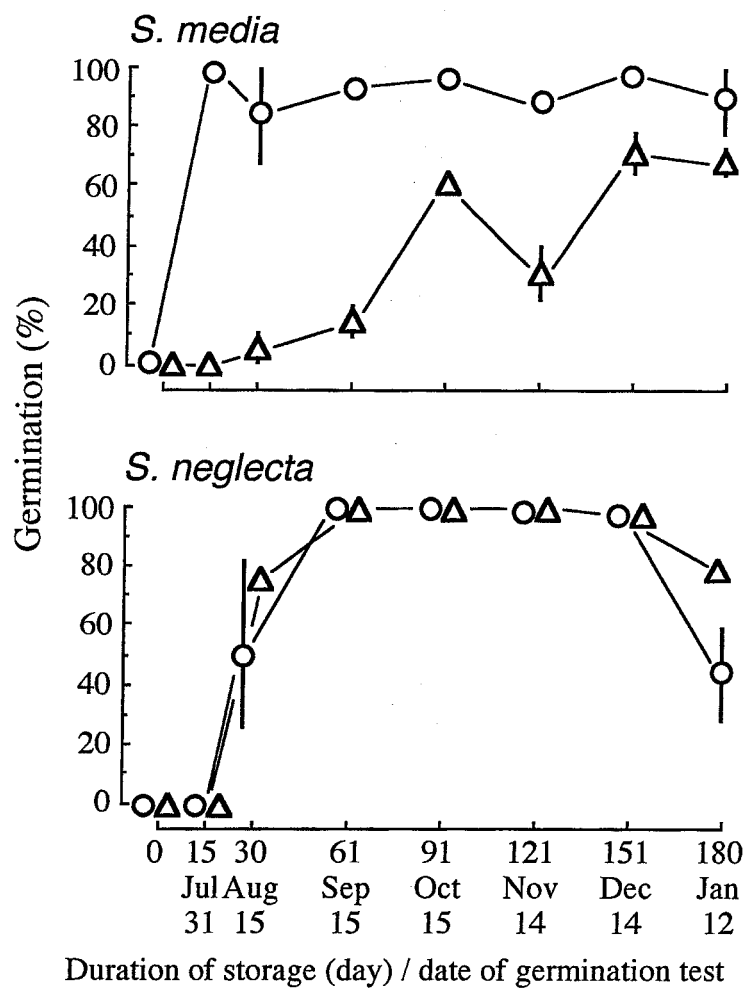


Fig. 4-2. Percentage germination of seeds of *Stellaria media* and *S. neglecta* after the soil-surface storage (Δ) or the buried storage (○) in the field. Germination tests were carried out at 15°C in the light. Error bar : standard error.

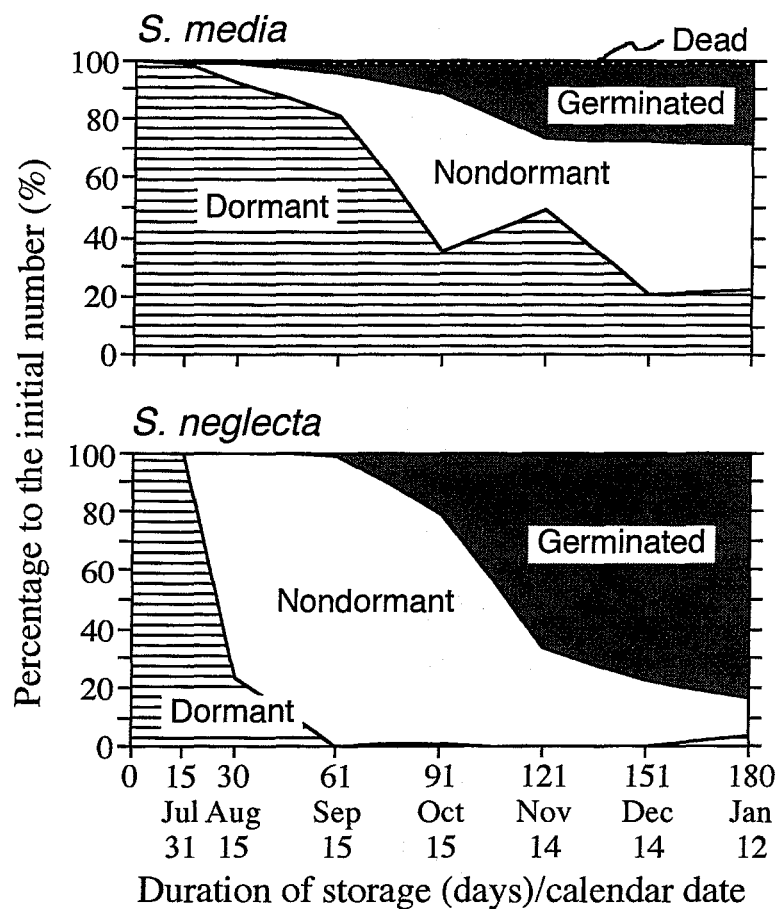


Fig. 4-3. Fate of *Stellaria media* and *S. neglecta* seeds stored on the soil surface in the field. Germinated: germinated *in situ* during the storage. Nondormant and Dormant: germinated and not germinated when transferred to agar plate and kept at 15°C in the light.

醒が速い傾向にあり，30°Cでは30日間貯蔵後の発芽率が91%を示した。20°Cおよび30°Cにおける埋土貯蔵もまた休眠打破効果が著しかったが，10°Cでの埋土貯蔵は種子休眠をむしろ延長した（Fig. 4-4）。

c) 温度と光が発芽率に及ぼす影響

種子の発芽率に及ぼす温度の影響を野外および恒温器内でそれぞれ2カ月間の貯蔵後に試験した結果を Fig. 4-5 および 4-6 に示した。野外地表に貯蔵されたコハ

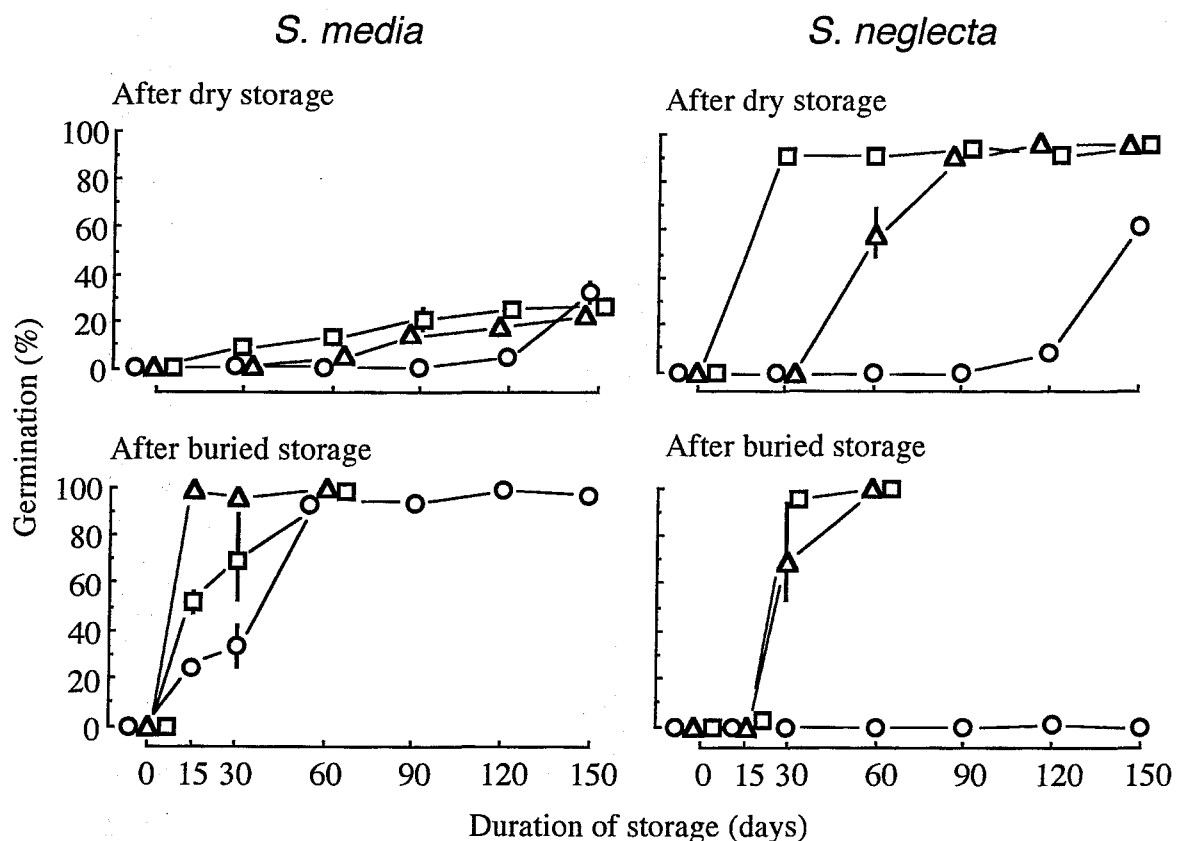


Fig. 4-4. Percentage germination of *Stellaria media* and *S. neglecta* seeds at 15°C in the light after dry or buried storage at 10 (○), 20 (△) or 30°C (□). Error bar : standard error.

コベ種子は最適温度でさえも発芽率が低かった。野外に埋土貯蔵された種子は明条件下では5°Cから25°Cまでのどの温度でも80%以上の発芽率を示した。しかし、暗条件下では発芽率はこれよりも著しく低かった (Fig. 4-5)。ミドリハコベの野外地表貯蔵種子は、10°Cおよび15°Cでは明暗にかかわらずほぼ100%の発芽率を示した。発芽可能温度の上限は20°Cと25°Cとの間にあり、コハコベよりも5°C程度低かった。また、野外で埋土貯蔵されたミドリハコベ種子は明条件下では野外地表貯蔵種子とほぼ同様の発芽率を示したが、暗条件下では特に15°Cから20°Cにかけてこれよりも発芽率が低かった (Fig. 4-5)。

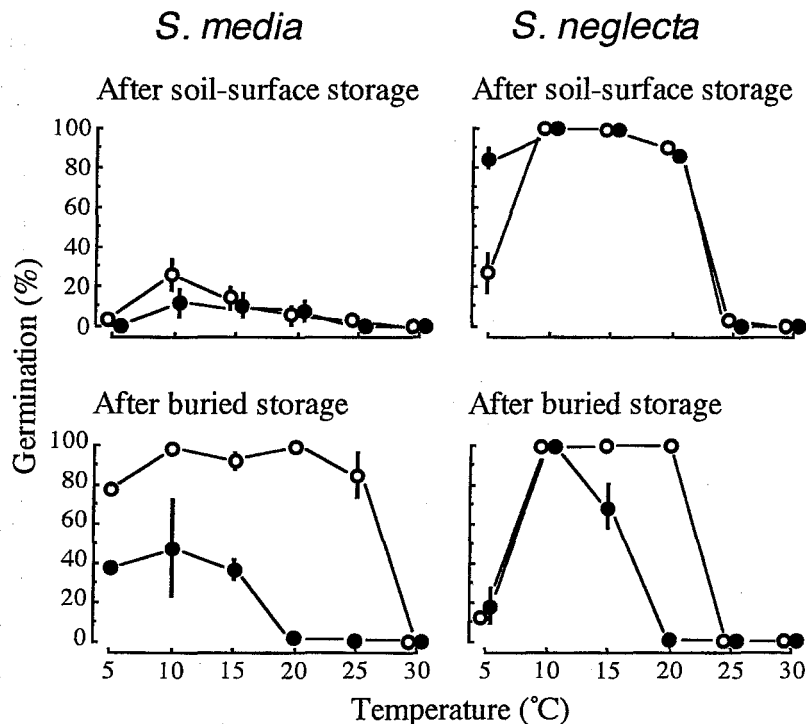


Fig. 4-5. Effects of temperature and light on seed germination in *Stellaria media* and *S. neglecta*. Seeds were stored on the soil surface or under buried state in the field for 61 days until the germination tests, which were carried out at designated temperatures either in the light (○) or in darkness (●). Error bar : standard error.

20℃で2カ月間乾燥貯蔵されたコハコベ、ミドリハコベ両種の種子発芽率は最適温度にあっても低く、種子がなお部分的に休眠状態にあることを示した (Fig. 4-6)。一方、20℃で埋土貯蔵されたコハコベおよびミドリハコベの種子の温度に対する反応は、野外で埋土貯蔵されたそれぞれの種子の反応とほぼ同様であった (Fig. 4-6)。

実験2．発芽習性の種間および種内変異

系統別発芽試験の結果をまとめて、Table 4-1 に示した。コハコベは、取り播き、段階温度試験の I T 系・D T 系のいずれにおいても、発芽率が全般に非常に低かつ

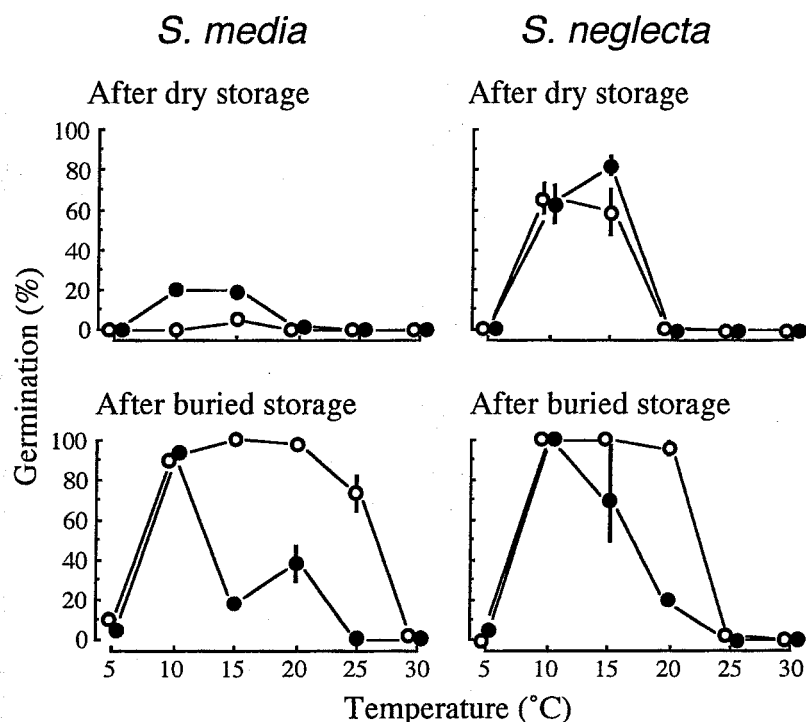


Fig. 4-6. Effects of temperature and light on seed germination in *Stellaria media* and *S. neglecta*. Seeds were stored either under dry or buried state at 20°C for 60 days. Germination test was carried out at designated temperatures either in the light (○) or in darkness (●). Error bar : standard error.

たが、No. 154, 155, 177 および 212 の 4 系統は、D T 系において 10~17% の発芽率を示した (Table 4-1, Fig. 4-7)。埋土処理後では、すべての系統の発芽率が著しく高まり、供試 17 系統中、9 系統で発芽率が 80% を越えた。

ミドリハコベは、取り播きおよび I T 系においてはほとんど発芽しなかったが、D T 系においては系統 No. 151 を除き発芽率 59~100% となった (Table 4-1)。D T 系における発芽は 20~17.5°C で始まった (Fig. 4-7)。埋土処理後の発芽率は比較的高かったが、系統 No. 151 を除いては、D T 系におけるよりも高い発芽率を示すことはなかった (Table 4-1)。埋土処理種子の掘り出し後、発芽までに要した日数は、コハコベで 2~3 日、ミドリハコベで 3~7 日であった (Table 4-1)。

Table 4-1. Variation of germination traits in strains of
Stellaria media and *S. neglecta*

Species	Strain no.	Original parent		Final % of germination				Days to germination 5)
		Accession number	Habitat	Initial 1)	IT 2)	DT 3)	Buried 4)	
<i>S. media</i>	16	89-25-3	Vegetable field	2	0	1	86	2
"	64	89-43-5	"	0	0	1	61	3
"	245	89-97-2	"	0	0	1	52	3
"	250	89-98-1	"	2	0	0	98	3
"	126	89-68-1	Field levee	1	0	1	57	3
"	197	89-84-2	"	0	0	1	28	3
"	266	89-105-2	"	0	0	0	19	3
"	55	89-42-1	Urban roadside	1	0	0	11	3
"	90	89-51-3	"	0	0	1	95	2
"	121	89-66-1	"	0	0	1	29	2
"	225	89-89-1	"	0	0	0	18	3
"	154	89-75-6	Hill roadside	1	5	17	99	2
"	155	89-76-1	"	1	9	12	98	2
"	212	89-86-7	"	1	0	10	88	2
"	65	89-44-2	Streamside	0	1	1	98	3
"	177	89-79-7	River bank	16	0	12	99	2
"	271	89-106-3	River terrace	0	2	3	97	2
<i>S. neglecta</i>	127	89-68-2	Levee	0	0	97	89	6
"	22	89-32-1	Urban roadside	0	0	72	54	6
"	30	89-34-3	"	0	0	59	64	7
"	112	89-61-10	"	0	0	59	23	7
"	117	89-64-2	"	0	0	85	22	7
"	151	89-75-1	Hill roadside	0	0	13	89	3
"	158	89-76-5	"	0	0	98	98	5
"	213	89-86-10	"	0	0	100	92	4
"	48	89-40-3	Streamside	0	0	92	89	6
"	71	89-44-9	"	1	0	99	95	6

1) Average of two trials using two harvests.

2) 5°C storage followed by an increasing temperature system.

3) 25°C storage followed by a decreasing temperature system.

4) Germination at 15°C under light after recovery from buried storage.

5) Median days from the recovery of buried seeds to germination.

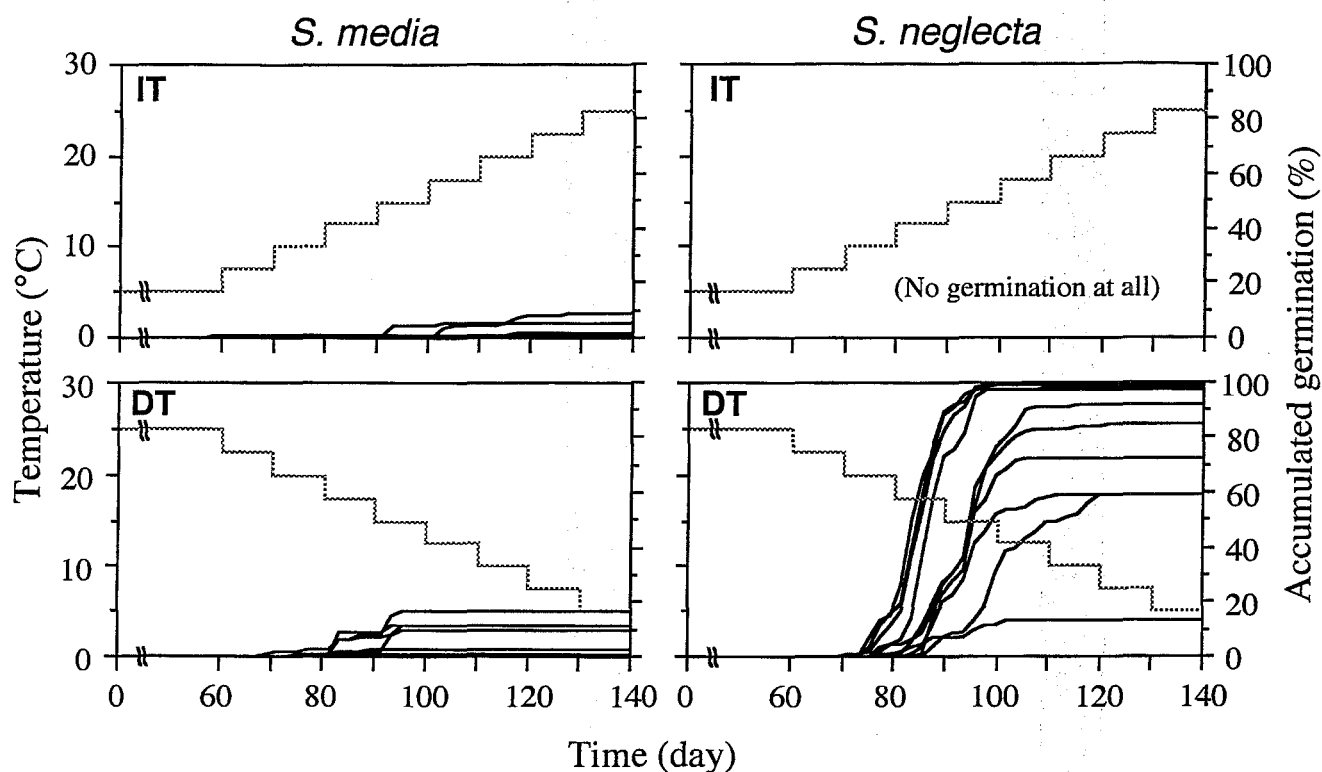


Fig. 4-7. Germination behaviour of strains of *Stellaria media* and *S. neglecta* under stepwisely increasing (IT) or decreasing (DT) temperature systems. Dotted and solid lines show the test temperature and accumulated germination of each strain, respectively.

3. 考 察

両種とも、発芽習性に関する種内変異は比較的小さく、種間の差は明らかであった。そこで、まず、典型的ハビタット由来の種子を用いた実験結果を比較検討し、種内変異については後にふれることにする。

コハコベの種子は、地表におかれた状態では休眠から覚醒しにくい。ミドリハコベの種子が地表に置かれた場合ばかりか、風乾状態でさえも休眠覚醒したことと比較すると、コハコベの休眠覚醒の遅さは、水分不足などに起因する生理的反応の遅

滞によるものとは考えにくい。畑地におけるコハコベの一次休眠にはむしろ、耕種操作による埋土の機会を待つ意義があると考えられる。実際、コハコベは欧州の農耕地の埋土種子集団に最も多く含まれる種の一つに数えられている (Roberts, 1981)。一旦埋土されると、種子は速やかに休眠から覚醒して、いわゆる「強制休眠」の状態に入り、その発芽は露光によって著しく促進される。以上のことから、農耕地においてコハコベが耕耘の直後に発芽する行動に対しては、耕耘による土壌攪乱が二重の役割を果たしていると推定することができる。第一は種子の埋土であり、第二は埋土種子の掘り出し・露光による発芽誘起である。コハコベの種子の発芽可能温度域が広く、また休眠覚醒における温度依存性が小さいことは、季節に対する依存性をなくし、専ら耕種操作に反応する上で重要な性質であると理解される。

以上の諸点はミドリハコベとの比較によってより明らかとなる。ミドリハコベでは種子が地表にあるか土中にあるかによる休眠覚醒の差異は顕著ではなかった。むしろ、休眠覚醒に大きい影響を与えていたのは温度であった。とくに、 20°C から 30°C の比較的高い温度は休眠覚醒を促進した。一方、休眠覚醒種子の発芽適温はこれよりも低い 10°C から 20°C の範囲であった。高温による休眠打破と低い発芽適温の組み合わせは温帯における冬生一年草の *germination syndrome* として典型的なものである (Baskin and Baskin, 1988)。これらの種の種子は春に生産されるが、成熟時には休眠している。夏期の高温は休眠を打破するが、発芽そのものには抑制的である。発芽は、秋期、気温の低下とともに起こる。従って、野外において発芽時期を直接決定づけている特性は、発芽可能温度域の高温側の限界であると考えられる。前章に述べた個体群動態の調査結果からみると、生物的要因を含むさまざまな季節的要因がこの最高発芽可能温度に対する選択圧となっていることが予想される。

ところで、コハコベは畑地だけでなく、ミドリハコベと同様の多様なハビタット

に分布している（第2章）。耕耘を受けない場所ではコハコベはどのように発芽のタイミングを調節しているのでしょうか。コハコベの種子は地表に置かれたままの場合、低い割合でだらだらと発芽した（Fig. 4-3）。これは、土壌攪乱後のような明確な safe site に出会う機会がなかった場合に、リスクを分散しつつ発芽する戦略を示唆している。コハコベが畑地以外ではあまり大きな集団をなさないという事実（第2章 Table 2-3）は、このリスク分散戦略の効率があまり高くないことによるのかもしれない。もちろん、非農耕地においても小規模に起こる多種多様な土壌攪乱があり、コハコベの発芽がそれらに部分的に依存している可能性もある。もう一つの可能性は、農耕地と非農耕地での集団分化である。しかし、本章における実験結果によれば、コハコベの種子発芽特性に関する変異の境界は、農耕地・非農耕地の間にあるのではない。都市域の路傍などに由来する系統と畑地由来の系統との間に、発芽特性上の差はなかった。むしろ差異が認められたのは、D T系において比較的高い発芽率を示したコハコベの4系統とそれ以外の間であった。これらの4系統の採集地は、いずれも北山とよばれる京都市北方の山間部に位置し、コハコベの生育地としてはもっとも人為的攪乱の影響が少ないと考えられる場所である（第2章参照）。このようなハビタットのコハコベは、季節的な温度変化への反応性を高めることによって、上述のリスク分散戦略の効率の低さをある程度補っている可能性がある。

4. 摘 要

コハコベの生育地として典型的な畑地およびミドリハコベの生育地として典型的な林縁から採集した種子を用い、さまざまな条件を設定して発芽試験を行った。この結果は以下1)～6)のようにまとめられた。さらに、京都市のさまざまなハ

ビタットから収集したコハコベ 17 系統およびミドリハコベ 10 系統を、圃場で栽培・採種して発芽特性の変異を調べ、下記 7) の結果を得た。

1) 実験開始時にはコハコベ、ミドリハコベとも全く発芽せず、一次休眠の状態にあることが示された。

2) 野外の地表に置いたコハコベ種子においては休眠覚醒が遅く、光発芽性は顕著でなかった。地表で夏から冬まで経過した間の累積発芽率は 27% であった。しかし、野外で埋土した場合は速やかに休眠覚醒して著しい光発芽性を示し、発芽適温域は 5 ~ 25°C と広がった。

3) ミドリハコベ種子は野外の地表に置いた場合も埋土した場合も約 2 か月で休眠から覚醒したが、発芽適温域は 5 ~ 20°C とコハコベよりやや狭かった。野外地表に置いた種子の多くは秋期に発芽し、累積発芽率は 82% となった。

4) コハコベの種子を 10, 20 および 30°C で風乾貯蔵した場合は休眠覚醒はきわめて遅く、光発芽性も認められなかった。しかし、ポット中に種子を埋めて 10, 20 および 30°C に保った場合、いずれも速やかに休眠覚醒して著しい光発芽性を示した。

5) ミドリハコベ種子を 10, 20 および 30°C で風乾および埋土貯蔵した場合の休眠覚醒の様相はよく似ており、いずれも高温 (30°C) で早く、低温 (10°C) では遅かった。

6) 以上の結果から、コハコベの種子は埋土によって休眠覚醒し、露光によって発芽するという、土壌攪乱に依存した発芽戦略を持っているのに対し、ミドリハコベの種子は高温によって休眠覚醒し、低温によって発芽するという典型的な冬一年草としての発芽戦略を持っていることが示唆された。

7) 埋土処理を行った場合、コハコベ・ミドリハコベの各系統とも全般に高い発芽率を示した。湿潤低温条件から次第に温度を上昇させる I T 系においては、コハコベ・ミドリハコベともほとんど発芽しなかった。湿潤高温条件から段階的に温度

を下げるD T系では、コハコベの発芽率は全般に低かったが、ミドリハコベの各系統は埋土処理後と同様またはそれ以上に高い発芽率を示した。この結果は上記1)～5)の結果とほぼ整合するもので、発芽特性に関する種内変異が比較的小さいことを示している。

第5章 開花期の制御様式とその変異

野生植物にとって気候条件や人為的攪乱による繁殖成功へのリスクは季節的・時間的に大きく変動するので、開花時期を適切に制御することはきわめて重要な意味をもっている。雑草について開花期の種内変異を調べた研究は多くあるが、その大部分は気候や緯度との相関に関するものである（例えば、Peterson, 1936; Neufer and Hurka, 1986; Tominaga *et al.*, 1989）。雑草性に直接関わる、人為的攪乱との関係に着目したものとしては、除草管理が行われる場所に由来するナズナ (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) が他の場所のものよりも早く開花したことから人為的攪乱に対する適応の可能性を示唆した Sørensen (1954) の研究が端緒と思われる。その後、カラスムギ (*Avena fatua* L.) , ナガバギシギシ (*Rumex crispus* L.) , ノボロギク (*Senecio vulgaris* L.) , メヒシバ (*Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel.) などで、同様の関係が報告された (Imam and Allard, 1965; Akeroyd and Briggs, 1983a; b; Kadereit and Briggs, 1985; Kataoka *et al.*, 1986; 片岡, 1990)。ハコベ類に関しては、Sobey (1987) がイギリスにおいて花壇およびカモメの繁殖地由来のコハコベの系統を比較し、前者のほうが早生で、かつ小種子多産であることを見出した。Briggs *et al.* (1991) もまた、イギリス産のコハコベについて、庭園や路傍には早生の系統が多く分布し、海鳥繁殖地や河川敷には晩生の系統が多く、普通畑には早生・晩生の系統が混合していることを明らかにした。これらの研究例は一致して、人為的攪乱を受けやすい条件下ではより早くから繁殖を開始する戦略が有利になることを示唆している。このことは、数理モデルからの予想 (Cohen, 1971; King and Roughgarden, 1982) とも合致する。

Briggs らの論文が出たのは本研究が進行中のことであり、本章に述べる実験の当初の目的の一部は失われたことになる。そこで、Briggs らの論文に含まれていなか

った問題点について述べておきたい。Briggs らを始めとする上述の研究の大部分は、開花期の変異を単に早生—晩生の軸上に位置づけている。しかし、ムギ類においてよく知られているように、品種による早晩性の順序は、栽培地域や播種期によって入れ替わることが少なくない。農学分野では、早晩性の構成要因を、純粋早晩性、日長反応性、春化要求性といった、少なくとも 2～3 要因に分けて分析することにより、この問題を解明してきた（安田, 1976; 後藤, 1979）。研究手法としては、古くは播種期移動試験が、また近年ではファイトトロンでの栽培が用いられてきた。雑草の開花期の研究にもこれらの方法を取り入れたものがある（Kataoka *et al.*, 1986; 中谷・草薙 1991a; b; Kudoh *et al.*, 1995）。雑草は発生時期が不斉一であることが多いため、播種期移動試験は、早晩性の分析だけでなく発生時期の異なるコホートの成長過程のシミュレーションとしても意義が大きい。北海道の主要畑雑草 10 種を用いて播種期移動試験を行った渡辺（1978）は、5 月から 8 月に発生したコハコベがいずれも 22～40 日の範囲内にほぼ一定の草丈で開花し、シロザとは対照的であったことを報告している。

本章ではまず、京都市のさまざまなハビタットから収集したコハコベ、ミドリハコベおよびイヌコハコベの多数の系統を同一条件で比較栽培し、ハビタットに関連した開花期の変異がみられるかどうかを検討した。次に、各種内の変異を代表するように合計 29 系統を選び、1 年間にわたる播種期移動試験によって開花期の変動パターンを調べた。これと合わせて、短日・長日および温室を用いた春化阻止区で各系統を栽培し、開花時期の制御要因について検討を加えた。ファイトトロンの利用ができなかったため、これらの実験は簡易暖房器具や自作の日長処理箱を用いて行われた。このため、厳密な定量的実験は望めなかったが、定性的には十分な結果を得ることができたと考えられる。

1. 材料および方法

材料

第2章で述べたように、1989年5月初旬から6月初旬にかけて、京都府京都市の約100地点において、コハコベ、ミドリハコベおよびイヌコハコベの収集を行った。この際、各集団から原則として5個体ずつ、成熟種子のついた植物体を採集した。親個体の生育環境の直接の影響 (maternal effect) を取り除くため、これらの種子を一旦1989年秋に播種して栽培し、家系あたり無作為に選んだ1個体に袋かけをして自殖種子を得た。以下、これらの自殖系統を単に「系統」とよぶことにする。以下に述べる実験1にはコハコベ116系統、ミドリハコベ91系統およびイヌコハコベ8系統の合計116系統を供試した。集団あたりの系統数は一定にはできなかったが、64集団に由来する2~4系統 (平均3.4系統) となった。実験1で栽培した個体に袋掛けして得た自殖種子 (S_2) のうち、ハビタットの多様性や花期の変異全体を代表するようにコハコベ、ミドリハコベおよびイヌコハコベをそれぞれ17, 10 および 2 系統選んで、実験2および3に用いた。これらの合計29系統は前章実験2の供試系統と同一であり、そのうち1系統を除く全ての系統の染色体数を確認することができた (Table 2-1, Table 4-1)。コハコベのNo. 155のみは染色体数を確認できなかったが、形態的に容易に同定可能なもので、また以下に述べる結果において例外的な反応を示した2系統のいずれでもない。なお、第2章で述べた半不稔型は必要量の採種が困難であったため、本章の実験には供試しなかった。

実験1. 開花日の変異に関する予備的試験

1991年11月23日、系統あたり20粒の種子を0.2%硝酸カリウム溶液で湿らせたろ紙に置床し、恒温器で15°C、12時間日長下に保って催芽した。11月25日から28日にかけて、発根直前または直後の種子を育苗用配合土 (商品名「タキイマ

ザーソイル種まき用」)を入れたセル式の育苗箱(商品名「プラグフラット」)に播種して育成した。12月29日から31日にかけて、畑土壌(砂壤土)を入れた直径10cm, 430ml容のプラスチックポットに上記の苗を移植し、系統あたり6個体をビニルハウス内で栽培した。ビニルハウスの側面は常に開放したままとし、植物体が野外に近い温度変化にさらされるようにしたが、温度の記録は行わなかった。肥料はN, P, K各10%を含む緩効性化成肥料をポットあたり1.2g, 移植苗の活着時に施した。栽培個体はほぼ毎日観察し、開花日と開花節位を記録した。節位の記録にあたっては、主茎のみを対象とし、本葉第1節を1として数えた。

このような実験では本来、実験環境の不均一性を考慮し、各個体を反復として配置すべきであるが、管理の便のため各系統の6個体は1列に並べて栽培し、系統の配置は完全無作為とした。ポットの位置が開花期に及ぼした影響はポットの位置と種を要因とした2元要因分散分析によって評価した。ポットの位置はビニルハウス内を等面積の9(3×3)区画に分け、各区画には無作為に選ばれた系統の組が属すると思った。また、これとは別に、種、集団、集団内系統間の各レベルにおける変異の量を把握するため、枝分かれ分散分析を行った。

予備的な検討の結果、開花期と原集団の生育地の標高に相関があることが認められたので、標高を共変量とした共分散分析を行った。上述の枝分かれ分散分析によって集団内系統間の相関もまた示されていたため、この共分散分析は集団の平均開花日に基づいて行った。

実験2. 播種期移動試験

供試系統の種子を1992年9月19日, 10月27日, 11月19日, 1993年1月19日, 3月20日, 5月20日, および7月24日の7次にわたって播種し、開花日および開花節位を調査した。以下、同時に播種された個体の群をコホートと呼ぶ。栽培方法は実験1に準じたが、以下の相違点がある。まず、発芽率・出芽日をより斉一

とするため、催芽方法に改良を加えた。すなわち、催芽温度を明期 17°C、暗期 7°C の変温とし、ミドリハコベおよびイヌコハコベで 3 日間、コハコベで 2 日間の催芽の後、同時に播種した。施肥量はポットあたり 1 g とした。また、1993 年 6 月 15 日から実験終了まで、高温による生育障害を緩和するため、ビニルハウスの屋根を遮光率 51% の黒色寒冷紗で覆った。

開花節位は離散変数であり、しかも同時に播種された同一系統内では開花節位が全個体でまったく同一（分散=0）となる例がしばしばあったため、通常の分散分析には不適合と考えられた。そこで、系統と播種日による開花節位の差異は、それぞれの種について別個に、Scheirer-Ray-Hare extension of the Kruskal-Wallis test (Sokal & Rohlf, 1995) によって評価した。

気温はビニルハウス内に設置した自記温度計によって記録した。植物が n 日間に経験した有効積算温度（ θ ，度日）は Masle *et al.* (1989) に従い、次式により求めた。

$$\theta = \sum [(T_{\min,i} + T_{\max,i}) \times 0.5 - T_b]$$

ここで、 T_{\min} 、 T_{\max} はそれぞれ日最低および最高気温、 T_b は基準温度である。基準温度は主茎節数の増加が停止する温度と定義し、後述のように、実験データに基づき +0.5°C と仮定した。

実験 3．日長および春化の影響

供試系統の種子を 1992 年 11 月 19 日に播種し、短日区、長日区および春化抑制のための温室区の 3 区を設けて栽培した。これらの 3 区に対する共通の対照区（自然温度・自然日長）としては、実験 2 の同日に播種したコホートを用いた。短日区では、出芽直後から毎日、午後 5 時から翌朝 9 時まで、銀色の遮光用ビニルシートで二重に覆った枠を被せることにより、日長を 8 時間とした。長日区では、出芽直後から毎日、午前 4 時から午後 8 時まで白色蛍光灯を点灯して 16 時間日長とした。

補光の強度はポットの位置によりばらついたが、 $2.8 \sim 5.5 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲であった。以上2区はいずれも実験2と同様に、側面を解放したビニルハウス内に置いた。温室区ではポットをガラス温室内のベンチ上に置き、サーモスタットを備えた送風式ストーブにより最低気温を 10°C に維持した。室温約 20°C を越える場合は窓を開放したが、冷房は行わなかった。また、日長は自然日長とした。

栽培個体はほぼ毎日観察し、開花日と開花節位を記録した。データは系統ごとに平均し、各処理区と対照区を個別に、系統を対応させた2試料 t 検定によって比較した。

2. 結 果

実験1 開花日の変異に関する予備的試験

分散分析の結果ビニルハウス内でのポットの位置が開花日に及ぼした影響は認められず ($P = 0.96$)、以下では考慮しないこととする。枝分かれ分散分析の結果、種間、種内集団間、集団内系統間の開花日の変異はいずれも有意であり ($P < 0.001$)、それぞれ全変動の45、29および21%に相当した。誤差分散すなわち系統内個体間の変異はわずか4%であった。

3種の系統ごとの平均開花日の頻度分布を Fig. 5-1 に示した。開花日を種ごとに平均すると、早い順にイヌコハコベで1月23日、コハコベで2月24日、ミドリハコベで3月8日の順となり、種間の差は有意であった ($P < 0.001$)。しかし、この差は種によるハビタットの差によるものである可能性を考慮しなければならない。コハコベの供試系統の33%は野菜畑由来のものであり、それらは他のハビタット由来の系統よりも早く開花する傾向にあった (t 検定, $P < 0.001$; Fig. 5-1)。さらに、各種についてみると、採集地の標高が高い系統ほど開花が遅い傾向が認め

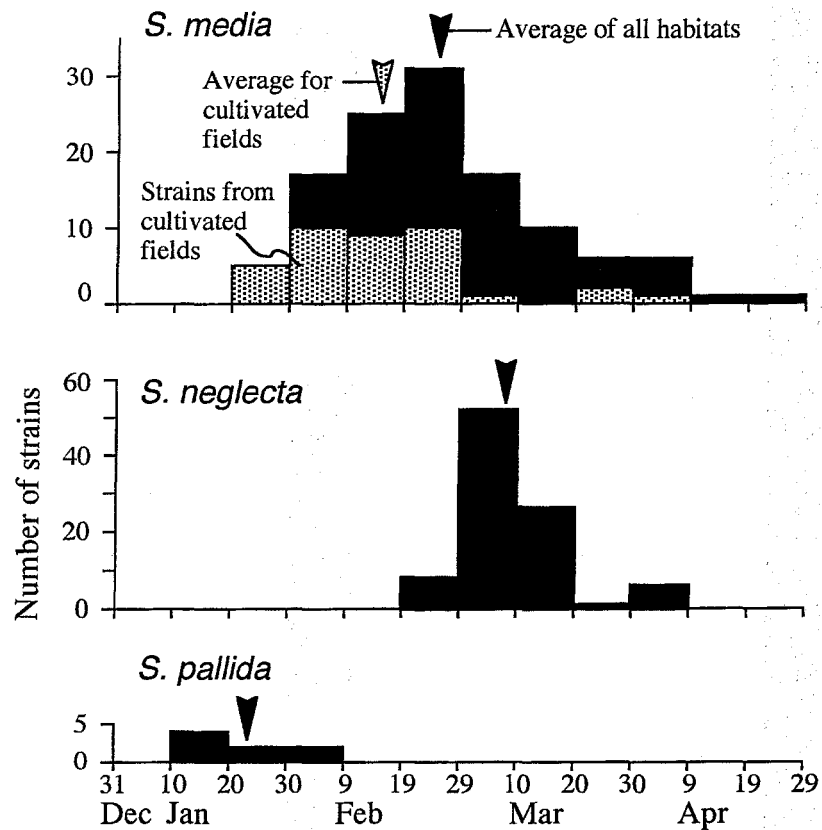


Fig. 5-1. Frequency distribution of flowering dates of *Stellaria* spp. collected in Kyoto. S₁ seeds were imbibed on Nov. 23, 1991, and grown in plastic pots.

られた。標高と相関した開花期の変異はそれ自体興味のある問題ではあるが、ここでは雑草性に関わる問題に議論を絞ることにする。畑地は標高の低いところに集中していたため、土地利用の様式と標高による変異が交絡している可能性があった。そこで、供試系統を以下の4群、すなわち（1）野菜畑由来のコハコベ、（2）他のハビタット由来のコハコベ、（3）ミドリハコベ、および（4）イヌコハコベに分け、標高を共変量とした共分散分析を行った（Fig. 5-2）。この結果、開花日の標高（m）に対する回帰係数においては群間に有意差はなく、全体として+0.037と算出された。共分散分析によって標高の影響を除去した後、4群の間のいずれの組み合わせでも平均開花日の差は有意であった（Tukey-Kramer test, $P < 0.01$ ）。

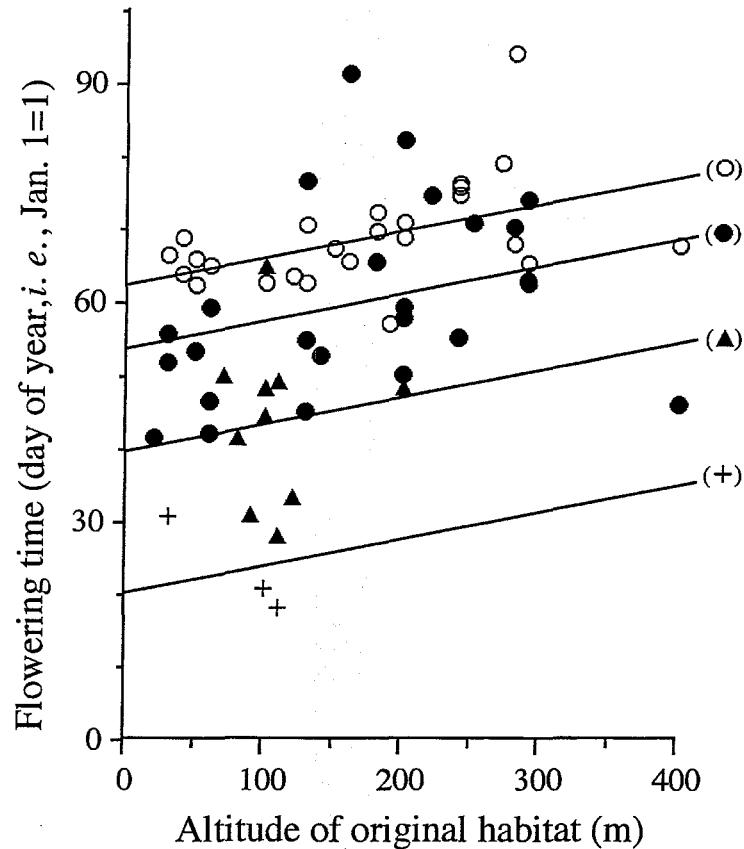


Fig. 5-2. Relationship between flowering time and altitude of original habitat in *S. media* from vegetable fields (▲), *S. media* from non-agrestal habitats (●), *S. neglecta* (○) and *S. pallida* (+) in Experiment 1. Each point represents a population. Four regression lines have a common slope of +0.037 indicated by analysis of covariance. Plants were grown under natural light and temperature regimes.

実験2 播種期移動試験

実験中の気温および日長変化を Fig. 5-3 に示した。また、播種日と開花日および開花節位の関係の代表的なパターンを Fig. 5-4 に示した。コハコベ全体としては開花節位の播種日による差は有意ではなく (Scheirer-Ray-Hare extension of the Kruskal-Wallis test, $P > 0.05$) , 系統による差は有意であった ($P < 0.001$) 。ミドリハコベでは反対に、開花節位の播種日による差は有意であり ($P > 0.001$) ,

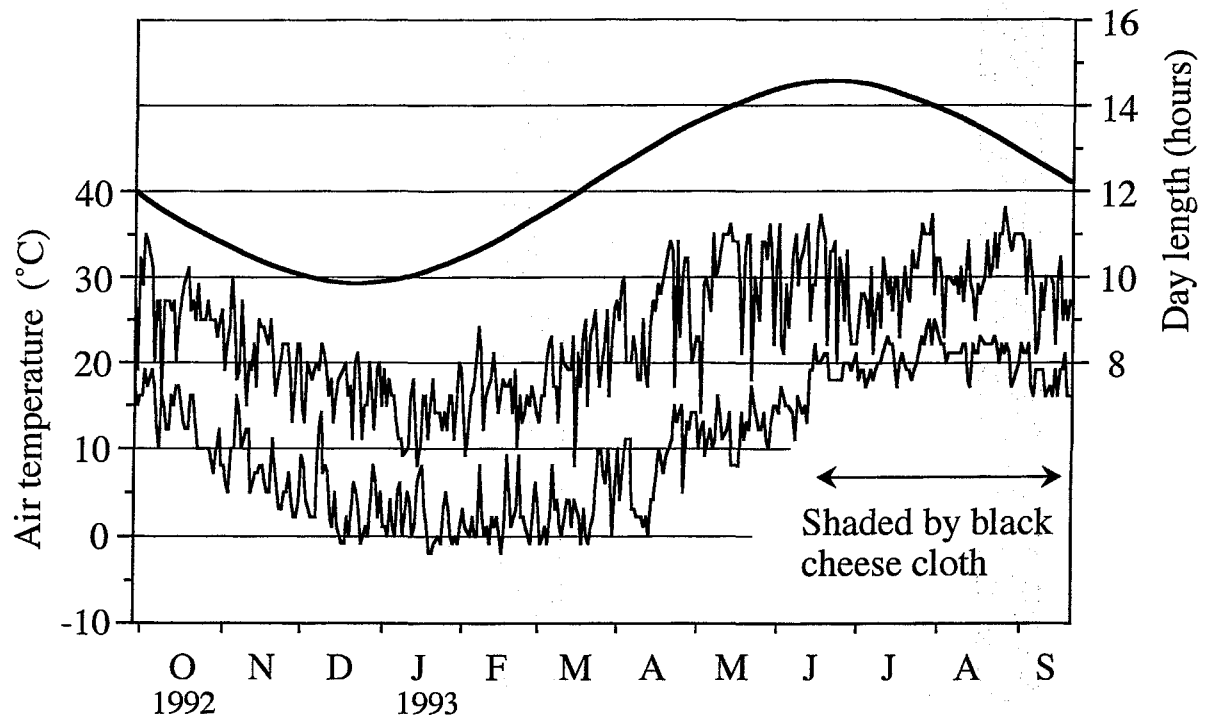


Fig. 5-3. Daily maximum and minimum air temperatures and day length during Experiment 2. Plants and the thermograph were placed in an unheated vinyl house.

系統による差は有意でなかった ($P > 0.05$)。イヌコハコベにおいては、播種日と系統による開花節位の差はいずれも有意であった ($P < 0.05$)。

コハコベは一般に開花が早く、実験 1 と同様、野菜畑由来の系統には特に早いものが多かった。最も早生の系統は、9 月播種の場合、播種のわずか 25 日後、本葉 4 節目で開花した (Fig. 5-4 には含まれていない)。早生の系統の開花節位は播種日にかかわらずほぼ一定であったが、早晩性において中間的な系統 (Fig. 5-4 の No. 90, No. 154 など) は、秋に播種したコホートにおいてやや高い節位で開花する傾向にあった。コハコベのうち、山間の沢べりに由来する 1 系統 (Fig. 5-4 の No. 65) および河川堤防に由来する 1 系統は、例外的に、次に述べるミドリハコベに類似したパターンを示した。ミドリハコベでは全般にコハコベよりも開花が遅いだけでな

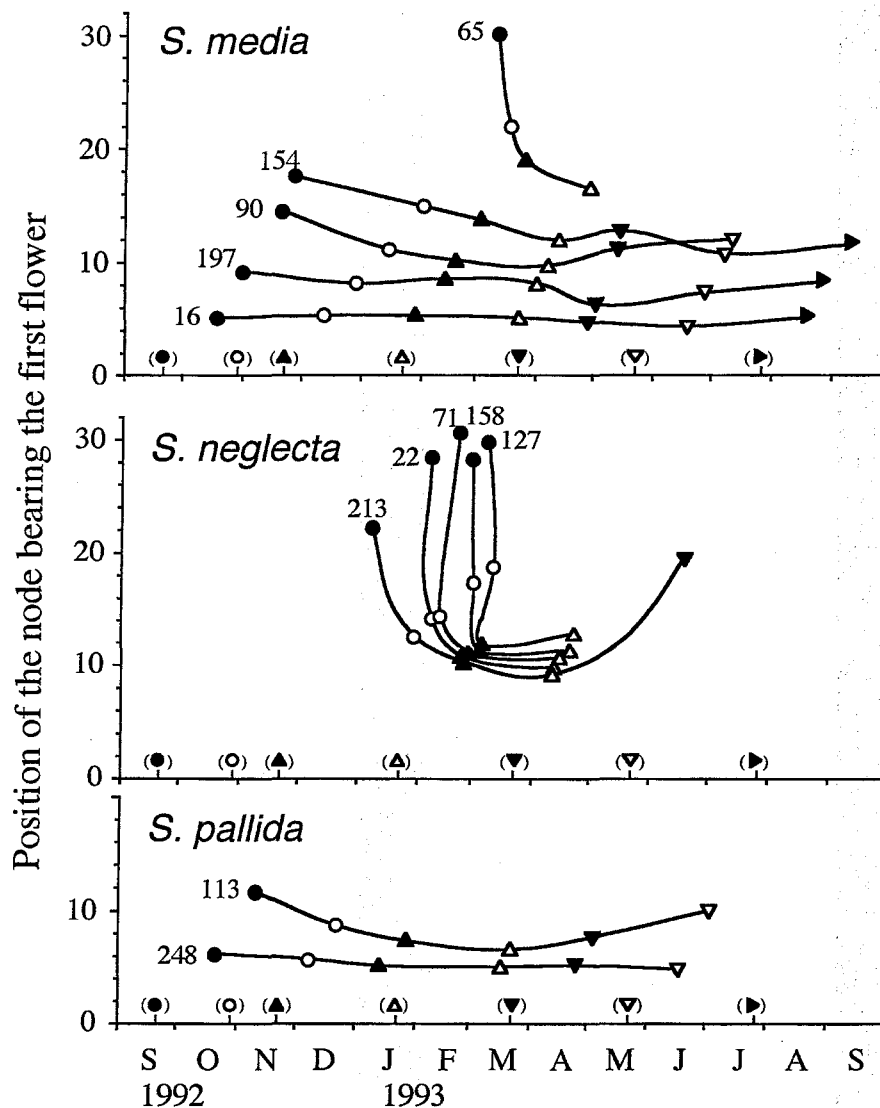


Fig. 5-4. Flowering date and the node bearing the first flower in different cohorts of *Stellaria* spp. in Experiment 2. Each symbol represents a cohort, whose sowing date is indicated on the base line. Different cohorts of each strain are connected by an eye-fitted curve and labelled with a strain number that is corresponding to the one in Table 2-1. The absence of points for later-sown cohorts in some strains is due to a failure of flowering.

く、開花節位および開花までの日数に及ぼす播種日の影響が著しかった。すなわち、秋期早く播種したものは開花までの日数が長く、また開花節位が高いのに対し、晩秋から冬にかけて播種したものは開花までの日数が短く、比較的低節位で開花した。この結果、9月、10月および11月に播種したコホートはいずれも2月から3月にかけて、ほぼ同時期に開花した。3月から7月にかけて播種した場合は開花せずに老化・枯死する場合が多かった。イヌコハコベは畑地由来のコハコベと類似のパターンを示した。

播種日にかかわらず一定の節位に達した時点で開花した系統は、春化要求性も日長反応性もないと判定することができる。このような系統においては、有効積算温度が系統に固有の一定値に達した時点で開花すると仮定することができよう。このことから逆に、このような系統を利用して、有効積算温度を求める際に必要な基準値（ここでは節数増加が停止する温度）を推定することができる。具体的には、この実験を通しての開花節位の変動範囲が3節以内であったコハコベの4系統（Fig. 5-4のNo. 16およびNo. 197を含む）をこの目的に用いた。これらの系統の各コホートについて、0.5℃間隔でさまざまな基準値を与え、発芽から開花までの、仮の有効積算温度を算出した。次に、それぞれの基準値を与えた場合の有効積算温度のコホート間変動を標準偏差として表し、4系統について平均した値が最小となる基準値を選んだところ、+0.5℃となった。この基準値は、推定に用いなかった他の種・系統にも該当すると仮定する。

このようにして推定された開花までの有効積算温度は、全種全系統を平均すると9月播種のコホートで最大となり、また、開花しない個体が現れた3月以降播種のコホートを除いた場合、1月播種のコホートで最小となった。以下、9月および1月播種のコホート間の有効積算温度の差を D で表すこととする。1月播種のコホートにおける有効積算温度と D を両軸とする散布図において、供試系統は大きく2群に分かれた（Fig. 5-5）。第一の群はイヌコハコベと大部分のコハコベ系統からな

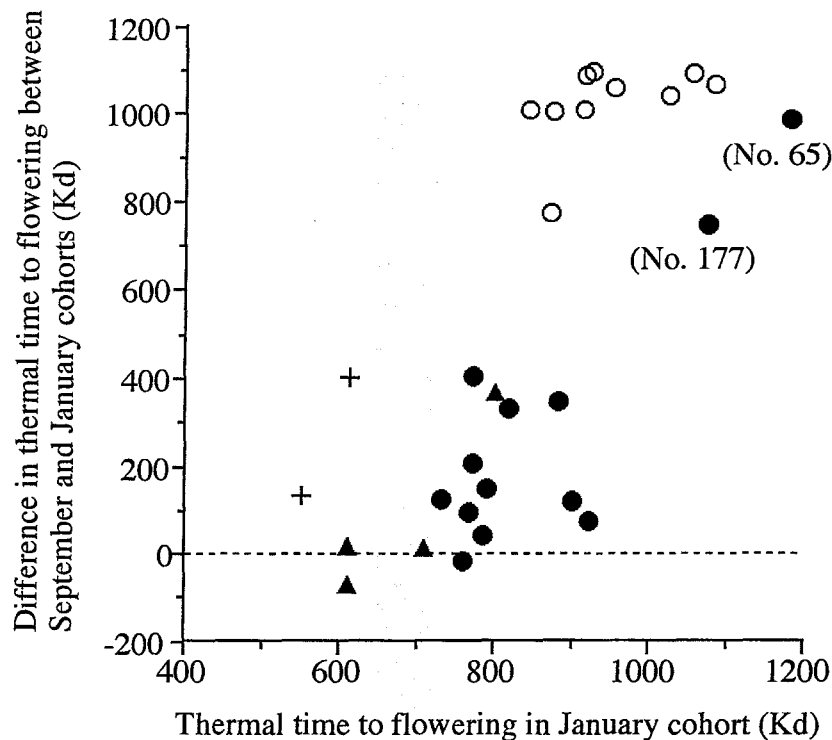


Fig. 5-5. Thermal time to flowering in January cohort as an indicator of intrinsic earliness, and the difference in thermal time to flowering between September and January cohorts as an indicator of vernalization requirement. Each point represents a strain of *S. media* from vegetable field (▲), *S. media* from non-agrestal habitat (●), *S. neglecta* (○) or *S. pallida* (+). Strain numbers which are corresponding to Table 2-1 are shown only for two outliers of *S. media*.

り，1月播種のコホートにおける開花時の有効積算温度は 550～930 度日， D は 400 度日以下であった。第二の群はミドリハコベ全系統とコハコベ 2 系統からなり，1 月播種のコホートにおける開花時の有効積算温度は 840～1190 度日， D は 720～1070 度日であった。2 群の大きな隔たりは，1 月播種のコホートにおける有効積算温度ではなく， D の値によって生じていた。すなわち，第二の群においては，9 月播種のコホートは 1 月播種のコホートよりも開花までにはるかに大きな有効積算温度を必要としていたが，第一の群においてはこの差がないか，または小さかつ

た。

第一の群を構成するコハコベには野菜畑由来のものと他のハビタット由来のものが含まれるが、両者の間では D の値に有意差はなかった (t 検定, $P = 0.33$)。しかし、1 月播種のコホートについて比較すると、野菜畑由来の系統は他のハビタット由来の系統よりも開花に要する有効積算温度が有意に小さかった (t 検定, $P < 0.01$; Fig. 5-5)。

実験 3 日長および春化の影響

短日区、長日区、および温室区における各系統の開花日を、それぞれ対照区での値に対してプロットしたものを Fig. 5-6 に示した。短日処理は、コハコベ、ミドリハコベ、イヌコハコベのいずれについても、開花日にほとんど影響を与えなかった (Fig. 5-6 a, b)。長日処理は開花を全系統平均で約 6 日早めた。温室区では、コハコベの多くの系統とイヌコハコベにおいて、開花日が約 1 か月早まった。しかし、実験 2 において他と異なる反応を示したコハコベの 2 系統 (Fig. 5-5 の No. 65 および 177 に相当) とミドリハコベでは、開花日が対照区とほとんど変わらないか、むしろ遅くなった (Fig. 5-6 c)。ミドリハコベの極端な系統では、5 月上旬、個体が節間および葉の縮小など老化の様相を見せ、生育がほとんど停止するに至っても花蕾をつけることがなかった。

温室区では春化が抑制されただけでなく、対照区よりも高い温度のため一般的な生育速度、とりわけ生理的な齢の進行が早まったはずである。従って、温室区と対照区における開花日の差そのものは春化要求性の有無の判定基準としては適当でない。そこで、実験 2 で求めた基準値に従って温室区と対照区における有効積算温度をそれぞれ計算し、両者が等しくなる等温量線を Fig. 5-6 c 上に表示した。これを基準にしてみると、コハコベの大部分の系統とイヌコハコベは、温室区でも対照区でも概略同程度の有効積算温度に達した時点で開花したことがわかる。また、コ

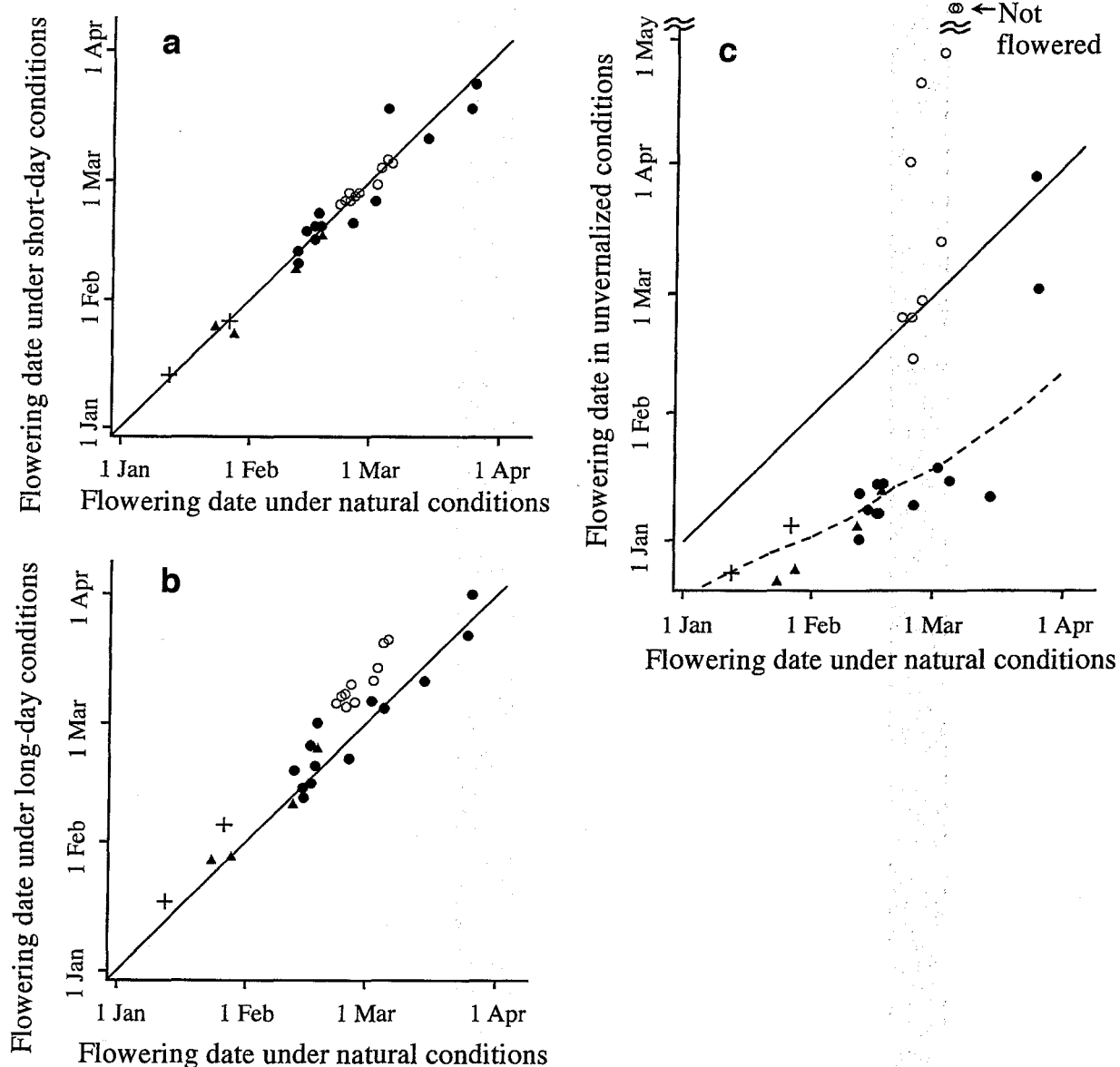


Fig. 5-6. Flowering date of strains of *S. media* from vegetable fields (▲), *S. media* from non-agrestal habitats (●), *S. neglecta* (○) and *S. pallida* (+) under short-day (a), long-day (b) or unvernialized (c) conditions in relation to that under natural conditions. The line (—) in each figure indicates the same date under two conditions. An isotherm (---) on which the thermal time under unvernialized conditions equals that of the control is shown on figure c.

ハコベ2系統とミドリハコベ全系統では、開花までに要した有効積算温度が、温室区において対照区よりもはるかに大きかった。

Fig. 5-7 は、短日区、長日区、温室区における開花節位をそれぞれ対照区での値に対してプロットしたものである。短日処理は、コハコベ、ミドリハコベ、イヌコハコベのいずれについても、開花節位にほとんど影響を与えなかった (Fig. 5-7 a)。長日処理はコハコベおよびイヌコハコベの開花節位にほとんど影響を与えなかったが、ミドリハコベの開花節位を 1.1 節上昇させた ($P < 0.001$; Fig. 5-7 b)。温室区におけるコハコベの多くの系統とイヌコハコベの開花節位は対照区とほとんど変わらなかった。しかし、コハコベの2系統 (Fig. 5-5 の No. 65 および 177 に相当) とミドリハコベでは、開花節位が温室区で著しく高くなった (Fig. 5-7 c)。ミドリハコベのうち2系統は開花せずに老化枯死し、また他の2系統では主茎先端が老化の様相を見せて花蕾をつけず、かわりに側枝が花をつけた。以上の4系統は、開花が対照区においても最も遅いものであった。

3. 考 察

実験1において野菜畑由来のコハコベが最も早く開花したこと (Fig. 5-1) は、Briggs *et al.* (1991) の結果を確認するものといってよい。一方、ミドリハコベは一般に開花が遅く、またコハコベの中にもそれと同程度に開花の遅いものがあった。このように種や系統によって異なる開花期がどのように制御されているのかを、実験2および3の結果に従って考察していきたい。供試したハコベ類は基本的には冬一年草であるので、その開花制御の理解のためにはムギ類における概念を援用するのが妥当であろう。そこで、安田 (1976)、後藤 (1979) および Masle *et al.* (1989) などを参考に、春化要求性、日長反応性および純粋早晩性の3要因について検討す

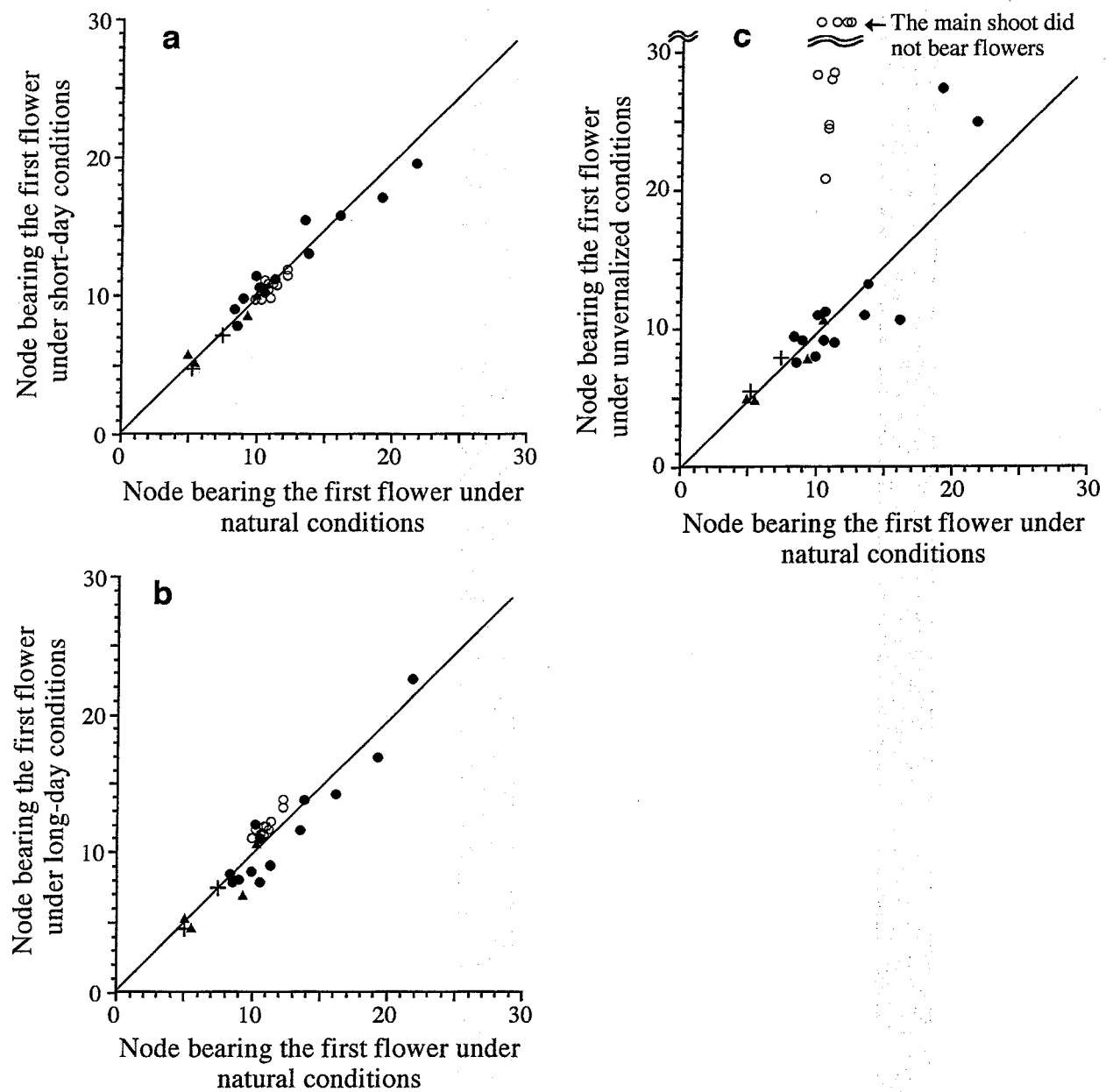


Fig. 5-7. Position of the node bearing the first flower in strains of *S. media* from vegetable fields (▲), *S. media* from non-agrestal habitats (●), *S. neglecta* (○) and *S. pallida* (+) under short-day (a), long-day (b) or unvernalized (c) conditions in relation to that under natural conditions. The line (—) in each figure indicates the same date under two conditions.

ることとする。イネにおいては一定以上の温度が基本栄養成長期の短縮を通じてではなく、直接に開花誘導の作用を持つ可能性（いわゆる「感温性」）についても議論があるが、その分析は難しいとされており（安田，1976），ここでは考慮しない。

実験3の結果は、ミドリハコベの全系統とコハコベの2系統には春化要求性があり、コハコベの他の系統とイヌコハコベにはそれがないことを示している。この区別は実験2から示唆される2群の区別と一致した。実験2のコハコベにおいては、明らかな春化要求をもつ2系統の他にも、9月播種のコホートから1月播種のコホートにかけて、開花節位および有効積算温度が低下する系統がいくつか認められた（Fig. 5-4のNo. 154など）。しかし、これらの系統では、春化が満たされない条件にあった3月から7月播種のコホートにおいて開花節位および有効積算温度が再び上昇することはなかった。このことから、これらの系統における開花節位および有効積算温度のコホート間変動は、弱い春化要求性によるものではなく、実験で考慮しなかった他の要因（実験環境の不均一を含む）によるものと推定される。

短日処理はいずれの種においても開花日・節位に影響を与えなかった。これに対して、長日処理は多くの系統において開花をやや遅らせる傾向にあった（Fig. 5-7）。しかし、コハコベおよびイヌコハコベにおいては、この開花の遅れに開花節位の上昇が伴っていなかった。ミドリハコベにおいては開花節位が長日区において有意に高かったが、その差は小さいものであった。ミドリハコベは野外では春期にのみ開花する種であり（第3章）、長日条件そのものが開花に抑制的に作用したとは考えにくい。むしろ、長日区における開花の遅れは、考慮しなかった実験環境のわずかな差によって生じたものと推察される。とくに、長日区は対照区からわずか20 mほどの距離に設置したため特に温度を記録しなかったが、照明設備や周囲の遮光壁がつくる影のため、昼間の温度や受光量はやや低かった恐れがある。短日処理の効果が全くなかったことと総合すると、供試した3種は日長反応性（光周性）を持たないと判定してよいであろう。

純粋早晩性は、ムギ類においては通常、春化後、一定の高温長日条件下で幼穂形成または出穂までに要する日数によって表される（安田，1976；後藤，1979）。しかし，Masle *et al.* (1989) は有効積算温度の利用により，温度が変動する圃場でも純粋早晩性を評価しうることを示唆した。本研究の実験2において，春化要求性をもつ系統の開花節位は全般に，11月と1月に播種したコホートにおいてほぼ同様に最小となった（Fig. 5-4）。従って，これらの2コホートはいずれも十分な春化を与えうる低温にさらされたと推定できる。とくに1月播種のコホートは，生育初期に春化刺激を受け，その後は次第に比較的高い温度を経験したことになり（Fig. 5-3），ムギ類における純粋早晩性評価の条件にも合致する。以上のことから，実験2において1月播種のコホートが開花までに要した有効積算温度を，ハコベ類における純粋早晩性の指標とみなすことが可能であろう。

以上をまとめると，まずイヌコハコベは春化要求性も日長反応性も持たず，純粋早晩性においてもきわめて早生である。コハコベの大部分の系統も春化要求性・日長反応性を持たず，これが第3章，本章実験1および渡辺（1978）において認められた本種の周年開花能力の直接的な要因と考えられる。コハコベの種内には純粋早晩性についてかなりの変異があり，野菜畑由来の系統は他のハビタット由来の系統よりも早生である傾向にある。一方，山間の沢沿いや河川堤防に由来するコハコベには，明らかな春化要求性を持ち，ミドリハコベと似た開花パターンを示すものが含まれていた。

ミドリハコベの供試系統はいずれも明瞭な春化要求性を持っていたが，日長反応性は認められなかった。したがって，9月から11月に播種したミドリハコベの各コホートの開花がほぼ同時期にそろった現象（Fig. 5-4）は，春化の効果に帰することができる。ミドリハコベは純粋早晩性においてコハコベの大部分の系統よりも晩生であったが，純粋早晩性が開花の制限要因となったのは11月以降に播種したコホートにおいてであった（Fig. 5-4）。野外での発生のピークが9月から10月に

あることから（第3章）、野外において開花期を調節している主たる要因は春化要求性であると推定される。3月から7月にかけて播種したコホートが開花せずに枯死したのは、春化が満たされず開花が延期された状態で、夏期の高温により老化のみが進行したためであろう。これはムギ類における「座止」に類似した現象である。温室区で主茎に花がつかなかったミドリハコベ4系統は、春化要求の程度が特に大きく、ムギ類でいうところの高度秋播性に相当するものであろう。これらの4系統がいずれも京都市北部の山間部由来の系統であったことは、これらの変異に生育期間中の温度が関係していることを示唆する。

以上のように、ミドリハコベや晩生のコハコベは、春化要求性によって開花時期を制御していることが明らかになった。しかし、同じ冬生一年生雑草であるスズメノテッポウでは、畑地生態型と水田生態型のいずれも通常春期に出穂するが、前者は長日性、後者は中性で、いずれも春化要求性はないという（松村, 1967）。このような季節的制御機構の差異が生育環境とどのように関係しているかは、興味をひく問題である。松村（1967）は、水田型のスズメノテッポウは毎年決まって同じ時期に繰り返される水田の環境変化に適応した結果、予期しない環境変動に対する適応性を失ったと指摘している。すなわち、水田型スズメノテッポウにおいては、発芽時期が一定であるため、純粋早晩性のみによって適期に開花することが可能であった。これと比較すると、ミドリハコベにおいて季節依存的開花制御機構が必要とされるのは、発芽時期の変動が比較的大きいためかもしれない。しかし、その制御機構として日長反応性ではなく春化要求性が採用された理由については、他種とのさらに詳しい比較が必要であろう。

4. 摘 要

始めに、京都市で収集したコハコベ、ミドリハコベおよびイヌコハコベの多数系統（自殖第一代）を播種し、圃場の同一条件下で予備的に開花期の変異を調べた。次に、各種内のハビタットおよび開花期の変異を代表するようにコハコベ 17 系統、ミドリハコベ 10 系統およびイヌコハコベ 2 系統（自殖第 2 代）を選び、無加温ビニルハウスにおいて周年播種試験を行い、開花反応を調べた。さらに、同じ系統を短日区、長日区および春化抑制のための温室区で栽培し、開花反応を調べた。イヌコハコベについて得られた結果はコハコベのうち最も早生のものに類似していたが、供試系統数が少ないので、他の 2 種と同列に比較することには無理がある。以下では、コハコベとミドリハコベについて結果を要約する。

1) 1991 年 11 月 25～28 日に播種した予備的試験では、コハコベは全系統の平均で翌年の 2 月 24 日、ミドリハコベは 3 月 8 日に開花を始めた。コハコベの中では、畑地由来の系統は路傍など非農耕地由来の系統よりも有意に早く開花を始めた。

2) 周年播種試験において、コハコベには播種時期にかかわらず比較的早く、おおよそ一定の節位で開花する系統が多かった。コハコベのうち山間部由来の 2 系統およびミドリハコベの全系統は秋期に播種した場合に冬期～早春に播種した場合よりも開花までに長期間を要し、また著しく高い節位で開花した。この結果、特にミドリハコベでは、9 月から 11 月にかけて播種した個体が翌春の同時期に開花することとなった。

3) 1 月に播種した個体が開花までに要した有効積算温度は、ムギ類でいうところの純粹早晩性の指標になると考えられた。コハコベではこの値に大きな変異があり、畑地由来の系統には小さい値を示すものが多かった。

4) 日長処理試験の結果から、コハコベ・ミドリハコベのいずれにも日長反応性はないと考えられた。また、温室区と対照区の比較によれば、コハコベの多くの系統には春化要求性も認められなかった。しかし、上述のコハコベの 2 系統およびミドリハコベの全系統は明らかな春化要求性を持っていることが示された。

5) 以上の結果から、畑地のコハコベが早生で、しかも周年開花が可能であることには、春化要求性のないことと、純粋早晩性において早生であることの2要因が関係していることが明らかになった。

総 括

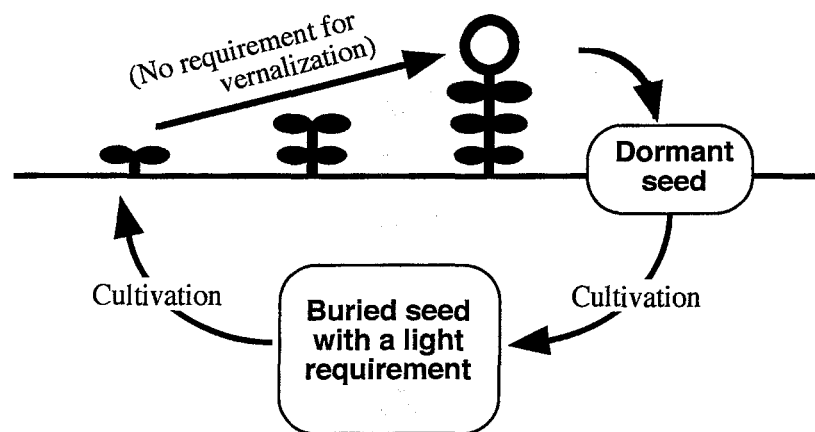
本研究は、主要な畑雑草の一つであるコハコベと、これに近縁であるが農耕地に侵入しないミドリハコベの比較により、畑雑草の特質を明らかにしようとしたものである。特に、研究の中心部分をなす第3章から第4章においては、ハコベ類の発消長と個体群動態、発芽特性、および開花習性をそれぞれ検討した。ここではその総括として、始めに主要な結果を再掲した上で生活環全体の種間比較および種内変異の検討を行い、次に畑雑草としてのコハコベの特性の位置づけを試みる。最後に、応用的な側面について若干の考察を加えることにしたい。

本研究において明らかになったコハコベとミドリハコベの生活環は Fig. 6-1 のように要約される。農耕地におけるコハコベの生活環制御には、耕耘が2段階の重要な役割を果たしていると推定される。すなわち、種子の埋土による休眠打破と、埋土種子の掘り出しによる発芽誘起である。定着した個体は、日長にも春化にも依存せず、比較的すみやかに生殖成長に入る。このようなコハコベの生活環は Harper (1977) のいう *indeterminate annual* に重なるが、Harper はこのような植物が適応したハビタットの特徴を、次のように端的に言い表している。「これらの種は園芸雑草として普通なものであるが、そのような場所では輪作される作物はそれぞれ大きく異なる生育期をもち、雑草は一年のうちどの季節でも耕起によって殺されることがある」。コハコベが熟畑の代表的な雑草となる理由として、菅原 (1978) は土壌条件に着目しているが、これまで明らかにしてきたように、コハコベが畑地における人為的攪乱の様式にきわめてよく適応していることを重視すべきであろう。

一方、非農耕地におけるミドリハコベの生活環は、専ら気温の年変化により制御されていると考えられる (Fig. 6-1)。まず、種子休眠は夏期の高温で打破される。

種子発芽は秋期の気温低下で誘起される。開花誘導には冬期の低温による春化が必要である。これら一連の温度反応は、冬一年草にみられる典型的なシンドロームをなす。このような生活史制御において、人為的攪乱への依存は認められなかった。ただし、ミドリハコベは、少なくとも京都付近では、人為的攪乱の影響を全く受けない立地には生育しない。ミドリハコベのハビタットにおいては、多年草や木本の優占を妨げる程度の、長い間隔で起こる攪乱が重要であるのかもしれない。

A. *Stellaria media* in cultivated fields



B. *Stellaria neglecta* in ruderal habitats

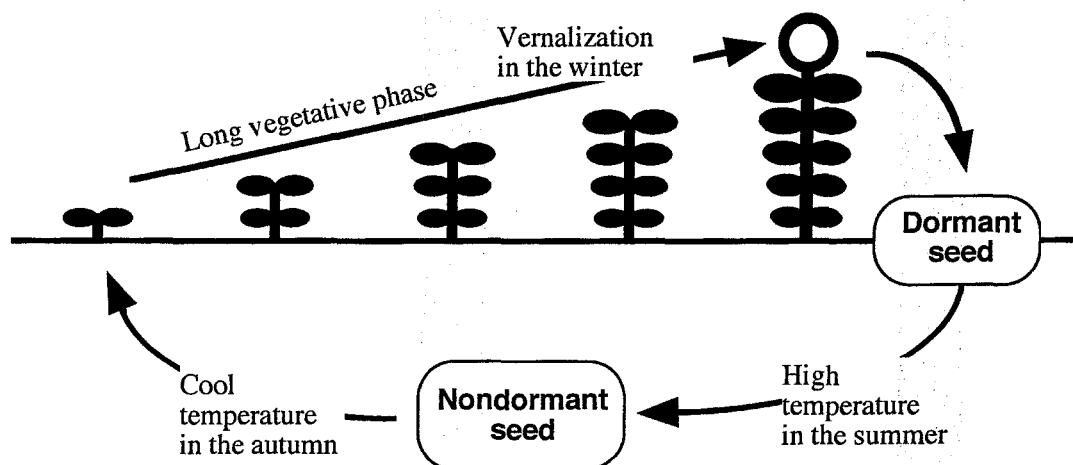


Fig. 6-1. Life cycle regulation in *Stellaria media* and *S. neglecta*.

このような生活環をもつミドリハコベが畑地に侵入しない理由は、コハコベとの比較により容易に理解できる。春化要求性に基づく長い前繁殖期間は最も重要な理由であるが、耕耘にうまく反応できる発芽行動を持っていないこともまた理由の一つに挙げられる。温度に依存して発生した実生がその後に耕起に遭えば絶滅に直結することは明らかであるが、たとえ発芽期がたまたま耕起の後にあたったとしても、耕起直後に集中して発芽するしくみをもつコハコベのような雑草ほど高い適応度は持ち得ない。

上述の種間差は、農耕地のコハコベ、非農耕地のミドリハコベという、それぞれ典型的なハビタットの集団について明らかになったものである。次に、主要な生活史特性の種内変異について検討したい。コハコベの開花習性にはハビタットに応じた変異が見出された。すなわち、畑地産の系統は全般に早生で、春化要求性を持たなかったのに対し、山間部の沢べりや堤防の系統は晩生で、その一部は春化要求性を持っていた。路傍や耕地のあぜなどの系統はそれらの中間に位置した。畑地のコハコベ集団において、多くの個体が開花前に耕起や除草によって死亡していたことは、前繁殖期間を短縮する方向に選択が作用していることを示唆する。畑地のコハコベに早生のものが多かったことは、このような選択の結果と推定される。一方、発芽特性、すなわち、埋土処理後の掘り出しが発芽を誘起するためにきわめて有効であるが、高温に続く低温の効果が小さいという特徴は、コハコベの全系統に共通であった。これは、この発芽戦略が、農耕地から非農耕地におよぶさまざまなハビタットに広く対応しうるものであることを示唆している。ただし、この発芽戦略が有効であるのは、人間の生活領域のさまざまな場面において、多少なりとも土壌に対する攪乱が生じているためであろう。全く土壌攪乱のない場所では、ミドリハコベのような季節的な発芽制御のほうが効率がよい。この意味で、山間部のコハコベにおいて、多少の温度反応性を獲得するような発芽性の変異がみられたことは興味深い。

植物の生活史を生活史戦略という視点からとらえる際の概念的枠組みとしては、MacArthur らの r - K 選択モデルや、Grime の C - S - R 戦略モデルが頻繁に採用されてきた (Barrett, 1988)。しかし、これらのモデルは雑草という大きなグループの把握には有効であっても、雑草的な植物の中にみられる多様性を理解するための枠組みとしては大きすぎるくらいがあったように思われる。この点で、Barrett (1988) が耕地雑草と ruderals の生活史戦略を対比しようとしたことは重要である。Barrett によれば、農耕地における攪乱は頻繁であるが予測可能であり、また環境の均質性が高い。これに対して ruderal なハビタットでは環境は時間的にも空間的にも不均質で、予測可能性が低い。このような観察から Barrett は、農耕地の雑草はむしろ作物に似た生活史を持つように適応進化していると主張し、その極端な例として擬態随伴雑草を挙げた。このような類型化において、コハコベはどのように位置づけられるであろうか。

畑地におけるコハコベの生活史は、頻繁で不定期に起こる攪乱に適応しているとみなすことができた。また、畑地産系統と ruderal habitat の大部分の系統の生活史戦略は基本的によく似ており、同一種が生活史特性を大きく変えることなく、畑雑草にも、ruderals にもなりうるということを示している。このことは、コハコベにとっての畑地の環境が、ruderal habitat の一般的特性を強調したものにすぎないことを示唆しているようであり、Barrett の主張には適合しない。このずれの理由の一つはおそらく、普通畑と園芸畑の異質性にある。Barrett が想定した農耕地 (arable land, cultivated field) が普通畑と考えられるのに対し、本研究においてコハコベの生育地としてとりあげた「畑地」は、園芸畑である。

わが国においてはいくつかの主要雑草について生活史の解明がよく進んでおり、いわば研究上のモデル雑草となってきた。その例としては水田雑草のタイヌビエ (宮原, 1972; 山末, 1992; Nakatani *et al.*, 1998), オモダカ (草薙, 1984; 伊藤, 1989; 山河, 1991), クログワイ (小林, 1984a; b; 草薙, 1984; 稲村, 1994) な

ど、また畑雑草のメヒシバ・シロザ (Kataoka *et al.*, 1986 ; 露崎・中川, 1987 ; 高柳ら, 1989 ; 中谷・草薙, 1991a; b) などが挙げられる。これらのうち、変異の大きいメヒシバには問題があるが、他の草種の適応様式はいずれも Barrett のいう農耕地雑草, すなわち普通畑の雑草の枠組みの中で比較的よく理解できるものである。しかし、園芸畑の雑草については、これらと比較しうるほどの情報の蓄積がなかった。このような中で行われた本研究は、ハコベ類の生活史の一側面を解明したにすぎないが、園芸畑の雑草の生態を理解する上で、一定の方向性を示すことができたと考えられる。

さて、園芸畑、とりわけ一般の野菜畑は、作目が多種多様であることや、生育中の植物体がそのまま消費部分となり農薬残留のおそれが多いなどの理由から、除草剤の開発・利用がともに難しいという特徴がある (伊藤, 1993) 。コハコベのように作物と同じ双子葉類に属する、いわゆる広葉雑草に対しては、利用可能な除草剤がさらに限定される。本研究は防除法の開発を直接の目的としたものではないが、このような状況において防除手段のメニューを増やすため、今後検討する価値のある生態的防除法について提案しておくことには意味があるだろう。

まず、コハコベの発芽戦略が耕耘に強く依存していることから、耕起法の工夫によりその発生を制御しうる可能性が考えられる。最も単純な発想としては不耕起法が挙げられるが、コハコベそのものには有効であっても、野菜畑のように集約的に管理されるべき場所では他の多くの問題を引き起こすことになり、現実的とはいえない。別の方法としては、攪拌耕によって実生の発生を促した後、10日から2週間をおいてごく表層のみを再度軽く攪拌することにより、実生を除去するとともに、実生の再発生を少なくとどめることができる可能性がある。ハコベ類の実生は軟弱で再生力に乏しいので、掃き掃除程度の機械力によっても相当の効果を上げられる可能性がある。

逆に、果樹の草生栽培などにおいては、ハコベ類が冬期間の推奨される植生とみなされる場合もありうる。コハコベの発芽適温はかなり低温域にまで広がっているので、秋期、気温が十分に低下してから耕耘することによってコハコベの発芽を促す一方、風散布種子をもつキク科雑草など望ましくない草種の侵入・定着を抑制するかもしれない。また、コハコベの優占状態を連年持続させるためには、埋土種子集団を形成させるための夏期の耕耘を加えることが有効であろう。

謝 辞

筆者がハコベ類の生態学的研究に取り組んだのは、卒業研究が最初である。以来、本論をまとめるまでに思わぬ年月を要してしまったが、幸いにしてこの間、京都大学農学部・大学院農学研究科において多くの先生から懇切な指導をいただき、ここに至ることができた。卒業研究の段階では応用植物学研究室の瀧本 敦教授（当時）に、大学院においては雑草学研究室の植木邦和教授（当時、故人）、小林央往助手（当時、故人）ならびに草薙得一教授（当時、故人）に、また論文のとりまとめにあたっては同じく雑草学研究室の伊藤操子教授にご指導を賜った。以上の各先生に、厚くお礼を申し上げる。

次に記す各先生ならびに学兄からは、研究の各段階において、貴重なご意見をいただいた。日本植物調節剤研究協会・渡辺 泰博士、京都大学・山末祐二博士、岡山大学・榎本 敬博士、大阪府立大学・山口裕文博士、東京大学・鷺谷いづみ博士、京都大学・山河重弥博士、京都府立大学・富永 達博士、東北大学・吉岡俊人博士、京都大学・加藤 真博士、岡山大学・加藤鎌司博士、京都大学・西田隆義博士、同・梅本信也博士、農林水産省・片岡政之博士（故人）、京都大学・汪 光熙博士、農林水産省・浅井元朗博士、大阪府立大学・中山祐一郎博士、東京農業大学・宮浦理恵博士。

本論中、分類学的検討に関しては京都大学総合博物館の永益英敏博士に、また染色体数調査については寺内良平博士（現在、岩手生物工学研究センター）にご指導をいただいた。帰化植物イヌコハコベに関しては、千葉県野田市の土屋 守氏に個人蔵の標本をご提供いただき、また神戸植物防疫所の水田光雄氏から有益な情報をいただいた。措葉標本の調査に際しては北海道大学、東京大学、東京都立大学、京都大学ならびに頌栄短期大学の各ハーバリウムの管理者各位にお世話になった。

野外調査に際しては数多くの農家の方々から寛大なご配慮をいただいたが、特に京都市大原の山田良介氏には、長期間にわたり所有地内での調査をお許しいただいた。また、大学構内における調査および栽培実験に際しては京都大学農場技官（当時）の北村紀明氏にご協力をいただいた。

以上、研究の遂行にあたってお世話になった各位に、深く感謝の意を表する。

引用文献

- Abrams, L. (1944) *Illustrated Flora of the Pacific States Vol. II*. Stanford Univ. Press, Stanford.
- Akeroyd, J. R. and Briggs, D. (1983a) Genecological studies of *Rumex crispus* L. I. Garden experiments using transplanted material. *New Phytol.* 94: 309-323.
- Akeroyd, J. R. and Briggs, D. (1983b) Genecological studies of *Rumex crispus* L. II. Variation in plants grown from wild-collected seed. *New Phytol.* 94: 325-343.
- Angevine, M. W. and Chabot, B. F. (1979) Seed germination syndromes in higher plants. In: *Topics in Plant Population Biology* (eds. O.T. Solbrig, S. Jain, J.B. Johnson and P.H. Raven), Maximillan, London, pp. 118-206.
- Ankei, T. (1982) Habitat gradient and reproductive habits of the seven *Stellaria* species in Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 94: 35-48.
- Arnold, S. J. and Wade, M. J. (1984) On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38(4), 709-719.
- Arthur, A. E., Gale, J. S. and Lawrence, M. J. (1973) Variation in wild populations of *Papaver dubium* VII. Germination time. *Heredity* 30(2), 189-197.
- Baker, H. G. (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. In: *The Genetics of Colonizing Species* (eds. Baker, H. G. and Stebbins, G. L.), Academic Press, New York. pp. 147-172.
- Barrett, S. C. H. (1988) Genetics and evolution of agricultural weeds. In: *Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches* (eds. Alteri, M. A. and Liebman, M.), CRC Press, Boca Raton. pp. 57-75.
- Baskin, C. C. and Baskin, J. M. (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *Amer. J. Bot.* 75(2), 286-305.
- Baskin, J. M. and Baskin, C. C. (1972) Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *Amer. Midl. Natur.* 88, 318-323.
- Baskin, J. M. and Baskin, C. C. (1976) High temperature requirement for afterripening in seeds of winter annuals. *New Phytol.* 77, 619-624.
- Briggs, D., Hodkinson, H. and Block, M. (1991) Precociously developing individuals in populations of chickweed [*Stellaria media* (L.) Vill.] from different habitat

- types, with special reference to the effects of weed control measures. *New Phytol.* 117: 153-164.
- Burnat, E. (1892) *Flore des Alpes Maritimes* Vol. 1. p. 17.
- Chater, A. O. and Heywood, V. H. (1964) *Stellaria* L. In: T. G. Tutin (ed.), *Flora Europaea, Vol. I*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 133-136.
- Cirillo, D.M.L. (1784) *De Essentialibus Nonnullarum Plantarum Characteribus Commentarius*. Napoli. p. 36.
- Clapham, A. R., Tutin, T. G. and Warburg, E. F. (1958) *Flora of the British Isles*. Cambridge University Press. pp. 306-307.
- Cohen, D. (1971) Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *J. Theor. Biol.* 33: 299-307.
- 榎本 敬 (1997) 日本への帰化植物一覧表. 山口裕文編「雑草の自然史」, 北大出版会, 札幌. pp. 209-216.
- Falconer, D.S. (1989) *Introduction to Quantitative Genetics. 3rd edition*. Longman Scientific & Technical, Essex, p. 188.
- Fernald, M.,L. (1950) *Gray's Manual of Botany*. American Book Co., New York.
- Fleiss, J.,L. (1981) *Statistical Methods for Rates and Proportions*. John Wiley & Sons, New York, pp. 143-146.
- Fowler, J. and Cohen, L. (1990) *Practical Statistics for Field Biology*. John Wiley & Sons, Chichester. p. 9.
- Franchet, A. and Savatier, L. (1874) *Enumeratio Plantarum in Japonia Sponte Crescentium*. p. 51.
- 後藤虎男 (1979) コムギの出穂性に関する生態学的ならびに遺伝学的研究. 東北農試研報 59: 1-69.
- Grubb, P.,J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107-145.
- Harper, J.,L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, pp. 519-520.
- Hegi, G. (1979) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Verlag Paul Parey, Berlin. pp. 890-891.
- 久内清孝 (1950) 「帰化植物」. 科学図書出版, 東京. pp. 116-117.
- Hitchcock, C. L., Cronquist, A., Ownby, M. and Thompson, J.W. (1964) *Vascular plants of the Pacific Northwest*. Univ. Washington Press, Seattle.

- Holm, L. G., Plucknett, D. L., Pancho, J. V. and Herberger, J. P. (1977) *The World Worst Weeds*. University Press of Hawaii, Honolulu. pp. 450-455.
- Holzner, W. (1982) Concepts, categories and characteristics of weeds. In: *Biology and Ecology of Weeds* (eds. : W. Holzner and M. Numata), Dr. W. Junk Publ., Hague, pp. 3-20.
- Imam, A. G. and Allard, R. W. (1965) Population studies in predominantly self-pollinated species. VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. *Genetics* 51: 49-62.
- 稲村達也 (1994) 除草剤連用下におけるクログワイの動態解明と塊茎制御基準の策定. 雑草研究 39: 73-78.
- 伊藤一幸 (1989) 水田雑草オモダカの生態と防除に関する研究. 雑草研究 34: 101-106.
- 伊藤操子 (1993) 「雑草学総論」. 養賢堂, 東京. 362pp.
- Jalas, J. and Suominen, J. (1987) *Atlas Florae Europaeae*. Cambridge U. P. pp. 72-75.
- Kadereit, J. W. and Briggs, D. (1985) Speed of development of radiate and non-radiate plants of *Senecio vulgaris* L. from habitats subject to different degrees of weeding pressure. *New Phytol.* 99: 155-169.
- Kalisz, S. (1986) Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *Evolution* 40, 479-491.
- 笠原安夫 (1971) 山野草, 人里植物, 帰化植物, 雑草および作物の種類群と相互関係. 雑草研究 12: 23-27.
- 笠原安夫 (1976) 「日本雑草図説」. 養賢堂, 東京. pp. 282-283.
- 片岡政之 (1990) メヒシバの生活史にみられる局所的集団間変異. 種生物学研究 14: 7-13.
- Kataoka, M., Ibaraki, K. and Tokunaga, H. (1986) Differential heading behavior of some *Digitaria adscendens* (H. B. K.) Henr. populations. *Weed Res. Jap.* 31: 36-40.
- 河野昭一 (1984) 「植物の生活史と進化. 1. 雑草の個体群統計学」. 培風館, 東京.
- Kimata, M. and Sakamoto, S. (1979) Comparative studies on the population dynamics of *Mazus japonicus* and *M. miquelii*, Scrophulariaceae. *Bot. Mag. Tokyo* 92, 123-134.

- King, D and Roughgarden, J. (1982) Graded allocation between vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theor. Pop. Biol.* 22: 1-16.
- 北川政夫 (1982) 「日本の野生植物 2」 (佐竹他編). 平凡社, 東京. p. 37.
- 北村四郎・村田源 (1964) 「原色日本雑草図鑑草本編 II」. 保育社, 東京. pp. 271-272.
- 小林央往 (1984a) 水田雑草クログワイの生活史. 河野昭一編「植物の生活史と進化. 1. 雑草の個体群統計学」. 培風館. pp. 101-122.
- 小林央往 (1984b) 水田多年生雑草クログワイの生態と変異. 雑草研究 29: 95-109.
- Komatsu, A. (1970) Ecological studies of *Stellaria media* and *S. neglecta*. *Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Series Biol.*, 3: 13-21.
- Kudoh, H., Ishiguri, Y. and Kawano, S. (1995) Phenotypic plasticity in *Cardamine flexuosa*: variation among populations in plastic response to chilling treatments and photoperiods. *Oecologia* 103: 148-156.
- 草薙得一 (1984) 水田多年生雑草の繁殖特性の解明と防除に関する研究. 雑草研究 29: 255-267.
- 草薙得一・近内誠登・芝山秀次郎 (1994) 「雑草管理ハンドブック」. 朝倉書店, 597pp.
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum* I. p. 272.
- Makino, T. (1923) A contribution to the knowledge of the flora of Japan. *Journ. Jap. Bot.* III, Reprinted in 1926: 2-3.
- 牧野富太郎 (1940) 「牧野日本植物図鑑」. 北隆館, 東京. p. 596.
- Marks, M. and Prince, S. (1981) Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. *Oikos* 36, 326-330.
- Masle, J., Doussinault, G. and Sun, B. (1989) Response of wheat genotypes to temperature and photoperiod in natural conditions. *Crop Science* 29, 712-721.
- 松村正幸 (1967) 雑草スズメノテッポウの種生態学的研究. 岐阜大学農学部研究報告 25: 129-208.
- McNeil, J. (1962) *Notes Royal Botanic Garden Edinburgh* 24: 84-85.
- McNeil, J. (1976) The taxonomy and evolution of weeds. *Weed Res.* 16: 399-413.
- Miller, T. E. (1987) Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia* 72: 272-278.
- Morton, J. K. (1972) On the occurrence of *Stellaria pallida* in North America. *Torreyia* 99: 95-97.

- 中谷敬子・草薙得一 (1991a) 主要畑雑草の生育特性, 特に出穂・着蕾に及ぼす日長および温度条件の影響. 雑草研究 36: 74-81.
- 中谷敬子・草薙得一 (1991b) 主要畑雑草の生育および種子生産に及ぼす播種期の影響. 雑草研究 36: 176-182.
- Nakatani, K., Tanisaka, T. and Yamasue, Y. (1998) Geographical variation in heading photoperiodic sensitivity of *Echinochloa oryzicola* Vasing. *J. Weed Sci. Tech.* 43: 108-113.
- Neufer, B. and Hurka, H. (1986) Variation of development time until flowering in natural populations of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae). *Pl. Syst. Evol.* 152: 277-296.
- 沼田 真 (1962) 雑草群落の生態学的研究. 雑草研究 1: 3-8.
- 沼田 真・吉沢長人編 (1978) 「新版・日本原色雑草図鑑」. 全国農村教育協会, p. 65.
- 大井次三郎 (1942) 東亜植物資料 18. 植物分類地理 11(4): 250-251.
- Ohwi, J. (1965). *Flora of Japan*. Smithsonian Inst., Washington DC. pp. 429-430.
- 大井次三郎 (1978) 「日本植物誌顕花篇改訂増補新版」. 至文堂, 東京. pp. 578-579.
- 長田武正 (1972) 「日本帰化植物図鑑」. 北隆館, 東京. p. 163.
- Peterson, D. (1936) *Stellaria* Studien, zur Zytologie, Genetik, Ökologie und Systematik der Gattung *Stellaria*, insbesondere der *media*-Gruppe. *Botaniska Notiser* 88: 281-419.
- Roberts, H. A. (1981) Seed banks in soils. *Adv. Appl. Biol.* 6, 1-55.
- Roberts, H. A. and Ricketts, M. E. (1979) Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. *Weed Res.* 19: 269-275.
- Ross, M.A. and Harper, J. L. (1972) Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60, 77-88.
- Sauer, J. and Struik, G. (1964) A possible ecological relation between soil disturbance, light-flash and seed germination. *Ecology* 45, 884-886.
- Scholte, G. A. M. (1978) Biosystematic studies in the collective species *Stellaria media* (L.) Vill. (I). *Proc. Kon. Ned. Acad. Wet.* C81: 442-456.
- Sinha, R. P. and Whitehead, F. H. (1965) Meiotic studies of British populations of *Stellaria media* (L.) Vill., *S. neglecta* Weihe and *S. pallida* (Dumort.) Pire. *New*

- Phytol.* 64: 343-345.
- Sobey, D. G. (1981) *Stellaria media* (L.) Vill. (Biological flora of the British Isles No. 150). *J. Ecol.* 69, 311-335.
- Sobey, D. G. (1987) Differences in seed production between *Stellaria media* populations from different habitat types. *Annals of Botany* 59: 543-549.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1995) *Biometry 3rd edition*. Freeman & Co., New York. 887 pp.
- 菅原清康 (1978) 熟畑化過程における雑草植生の変遷に関する研究. 第6報. 原野から熟畑に至る過程における雑草植生の変化. 雑草研究 23: 79-85.
- 杉本順一 (1980) 新帰化植物イヌコハコベ (新称). レポート日本の植物 No. 4: 31.
- Sørensen, T. (1954) Adaptation of small plants to deficient nutrition and a short growing season illustrated by cultivation experiments with *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med. *Botanisk Tidsskrift* 51: 339-361.
- 高柳 繁・中谷敬子・草薙得一 (1989) メヒシバ, ヒメイヌビエ, シロザの出芽後出穂・着蕾までの日数に対する日長と気温の効果. 雑草研究 34: 12-18.
- 竹松哲夫・一前宣正 (1993) 「世界の雑草 . 離弁花類」. 全国農村教育協会. pp. 572-582.
- Thompson, K. and Grime, J.P. (1983) A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* 20, 141-156.
- Tominaga, T., Kobayashi, H. and Ueki, K. (1989) Geographical variation of *Imperata cylindrica* in Japan. *J. Japan. Grassl. Sci.* 35: 163-170.
- 土屋 守 (1978) 船橋市で見つけたコハコベの無花卉品. 植物採集ニュース No. 99: 36.
- 露崎 浩・中川恭二郎 (1987) メヒシバ種子の休眠覚醒, 発芽特性および死滅に及ぼす埋土位置の影響. 雑草研究 32: 209-216.
- Turkington, R., Kenkel, N. C. and Franko, G. D. (1980) The Biology of Canadian Weeds. 42. *Stellaria media* (L.) Vill. *Can. J. Pl. Sci.* 60: 981-992.
- 植田邦彦 (1991) 学名と証拠標本の重要性. 雑草研究 36(3): 227-235.
- Van der Toorn, J. and Pons, T.L. (1988) Establishment of *Plantago lanceolata* L. and *Plantago major* L. among grass II. Shade tolerance of seedlings and selection on time of germination. *Oecologia* 76, 341-347.
- Venable, D.L. (1984) Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. In: *Perspectives on Plant*

- Population Ecology* (eds. R. Dirzo and J. Sarukhan), Sinauer Associates Inc., Sunderland, pp. 166-187.
- Villars, D. (1789) *Histoire des Plantes de Dauphine* 3. Grenoble. p. 615.
- Washitani, I. (1987) A convenient screening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seeds in the system. *Plant, Cell and Environment* 10: 587-598.
- 鷺谷いづみ (1989) 種子発芽の生態学. 種生物学研究 13, 1-17.
- Washitani, I. and Masuda, M. (1990) A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. *Funct. Ecol.* 4, 543-557.
- 鷺谷いづみ・森本信生 (1993) 「日本の帰化生物」. 保育社, 大阪. pp. 164-181.
- Washitani, I. and Nishiyama, S. (1992) Effects of seed size and seedling emergence time on the fitness components of *Ambrosia trifida* and *A. artemisiaefolia* var. *elatio*r in competition with grass perennials. *Plant Species Biology* 7: 11-19.
- 渡辺 泰 (1978) 北海道における畑作雑草に関する生理・生態学的研究. 北海道農試研究報告 123: 17-77.
- 渡辺 泰 (1986) ハコベ. 草薙得一編「原色・雑草の診断」, 農山漁村文化協会. p. 88.
- Weaver, S.E. and Cavers, P.B. (1979) The effects of date of emergence and emergence order on seedling survival rates in *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Can. J. Bot.* 57, 730-738.
- Whitehead, F. H. and Sinha, R. P. (1967) Taxonomy and taxometrics of *Stellaria media* (L.) Vill., *S. neglecta* Weihe and *S. pallida* (Dumort.) Pire. *New Phytol.* 66: 769-784.
- 山口裕文 (1992) 雑草の分類学. 日本雑草学会第 13 回夏期研究会テキスト, pp. 24-35.
- 山河重弥 (1991) 水田多年生雑草オモダカの種類内変異. 雑草研究 36: 8-16.
- 山末祐二 (1992) ヒエ属雑草の生理的適応性に関する研究. 雑草研究 37: 83-91.
- 山浦 篤 (1977) 花卉なきハコベの発見とその遺伝. 北陸の植物 25: 18-20.
- 安田昭三 (1976) 出穂開花性. 木原均・高橋隆平編「植物遺伝学 . 生理形質と量的形質」裳華房, 東京. pp. 175-215.

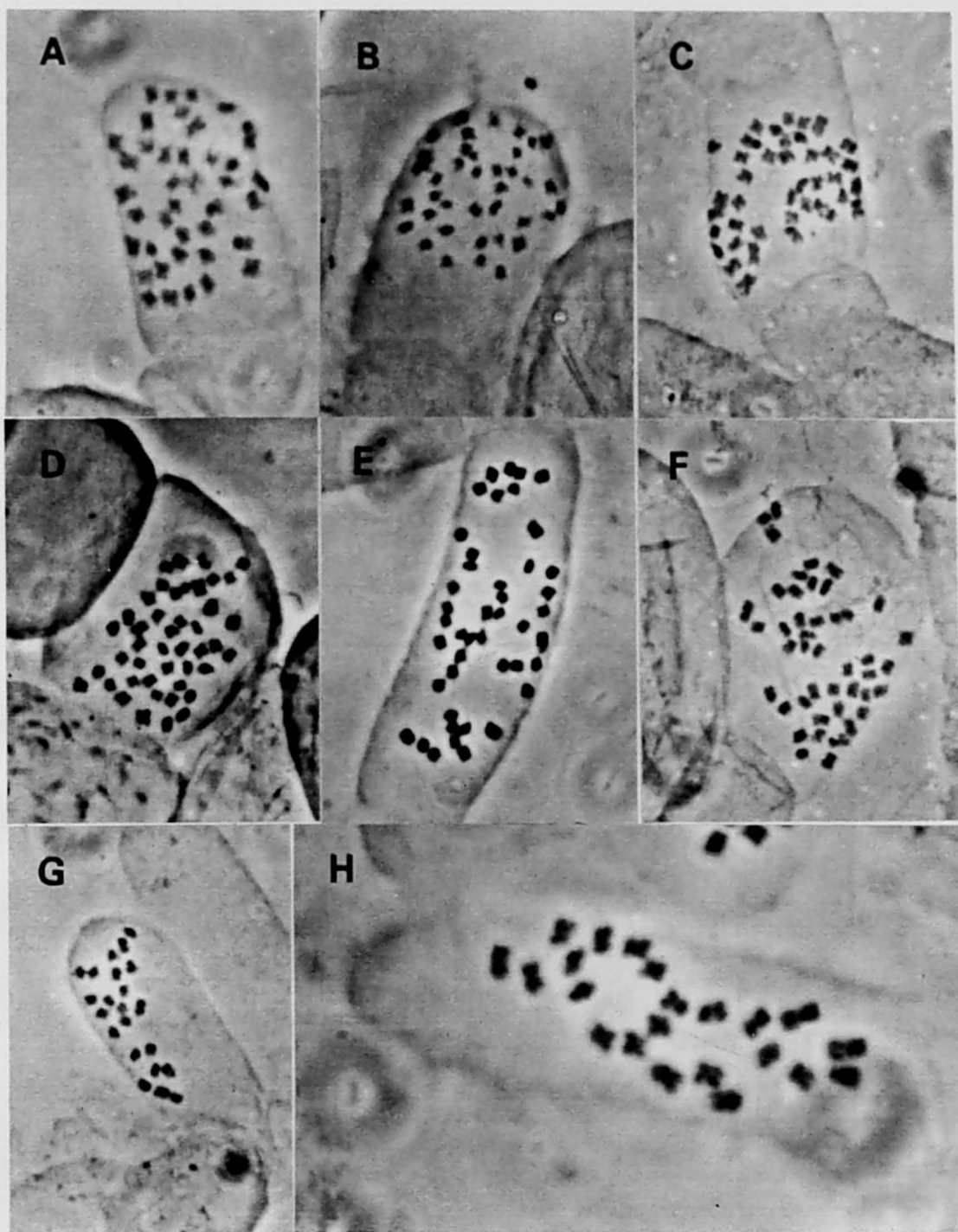


Plate 1. Metaphase somatic chromosomes of *Stellaria* spp. A-C : *S. media* ($2n=40$); D-F : *S. neglecta* ($2n=44$); G-H : *S. pallida* ($2n=22$). The original accession number of each strain is: A : 89-21-1; B : 89-44-2; C : 89-60-5; D : 89-34-3; E : 89-48-4; F : 89-59-2; G : 89-46-5; H : 91-414-2-7. A-G : $\times 1500$; H : $\times 2500$.

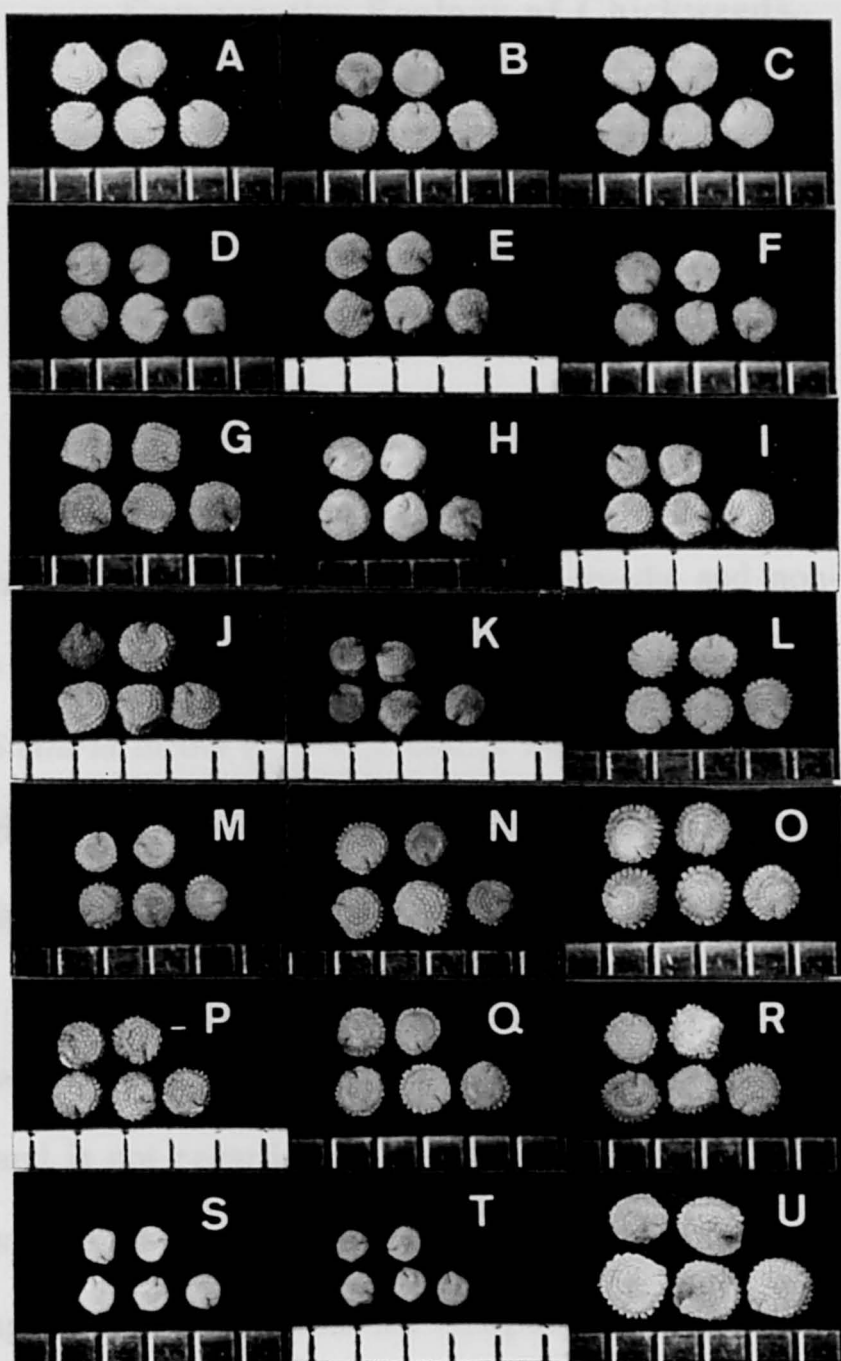


Plate 2. Seeds of *Stellaria* spp. Each batch of five was taken from an individual. A-K: *S. media*; L-R: *S. neglecta*; S and T: *S. pallida* (Cf. Table 2-1). U is taken from a semi-sterile individual whose chromosome number is unknown. Scale = 1 mm.

**Comparative Ecology of Chickweeds,
Stellaria media (L.) Vill. and *S. neglecta* Weihe**

MIURA Reiichi

Summary

Comparison between closely related weedy and non-weedy taxa is useful to understand what factors determine the weediness of a weed (Baker, 1965). *Stellaria media* (L.) Vill. and *S. neglecta* Weihe (Caryophyllaceae) should give a good example of this. They are closely related with each other, and some taxonomists prefer to treat them as subspecies or varieties of a species. They are different in habitat range: *S. media* is a cosmopolitan weed that grows in both arable and ruderal habitats, whereas *S. neglecta* is a ruderal species and is not regarded as an agricultural weed. The objective of the present study was to examine the mode of regulation of seed germination and flowering in these species from the viewpoint of comparative ecology, and to understand the life cycle strategy that distinguishes agricultural weeds from ruderals. A third species that is also closely related, *i. e.*, *S. pallida*, was partly included for comparison.

1. A taxonomic review

Since there has been a much confusion about the taxonomy and nomenclature of *S. media*, *S. neglecta* and *S. pallida*, it was essential to review the taxonomic literature for a correct recognition of study materials. Much of the confusion arose from the name, *Stellaria media* (L.) Cyr., which is not only invalid under the current International Code of Botanical Nomenclature but also was used for *S. neglecta* in some cases (*e. g.*, in Makino's Illustrated Flora of Japan). Attention should be paid to this name in the literature, because it means either *S. media*, *S. neglecta* or both. Another source of confusion is *S. media* var. *apetala* Gaudin which was adopted in Flora Europaea. Data from later biosystematic studies suggest that it is not different from *S. pallida*. Having revealed that these species form a polyploid-aneuploid complex as a whole, Sholte (1978) recommended to use chromosome number with morphology to characterize the plants in this group.

The present author adheres to the following combination of scientific and Japanese names: *S. media* (L.) Vill. = "Ko-hakobe", *S. neglecta* Weihe = "Midori-hakobe", and *S. pallida* (Dumort.) Piré = "Inu-ko-hakobe".

2. The *Stellaria media* complex in Kyoto, Japan: Morphology, chromosome number and habitat

In the spring of 1989, specimens of the three species with seeds were collected in Kyoto City from a total of 106 sites. The somatic chromosome

number was determined using selfed offspring derived from a total of 45 populations. *S. media*, *S. neglecta* and *S. pallida* consistently had $2n=40$, 44 and 22, respectively (Table 2-1). From an examination of morphological characters in the strains whose chromosome number was determined, the shape of the seed tubercle was found to be the most reliable key character that distinguishes between *S. media* and *S. neglecta* (Figs. 2-1, 2 and 3). Other collected specimens were therefore identified mainly based on this character.

The distribution of *S. media* largely overlapped with that of *S. neglecta* (Fig. 2-4 and Table 2-4). However, as has been reported by Komatsu (1970), *S. neglecta* was found in virtually no cultivated areas, whereas *S. media* was often a major component of weed vegetation in cultivated areas other than paddy (Tables 2-2 and 3).

3. Phenology and cohort dynamics in typical habitats

Field census was carried out in typical habitats of the two species to compare their phenology. In addition, individuals were monitored for survival, and the number of nodes on the main stem was counted as an indicator of plant size, to evaluate the selection pressure that may have lead to their different germination strategies. In a vegetable garden and a vineyard, *S. media* emerged after every tillage from spring to autumn, and started flowering 30 to 40 days after emergence (Fig. 3-1 and 2). The cohort that emerged earlier after a tillage acquired a larger plant size and had a higher

survivorship to flowering than cohorts that emerged later (Figs. 3-3 and 4). The later-emerging cohort often did not have enough time to reach flowering before the next tillage or weeding (Figs. 3-2 and 3). This suggests the presence of a selection pressure favoring quicker emergence after tillage (Table 3-1). In ruderal habitats, *S. neglecta* showed a life cycle of a typical winter annual: it emerged in autumn, grew over the winter, flowered in the following spring and died before summer (Fig. 3-1 and 2). The cohorts that emerged earlier in autumn suffered higher mortality, probably due to shading by summer vegetation and feeding by herbivores, but attained larger plant size once established (Figs. 3-3 and 4). This trade-off between survivorship and plant size could determine the optimal emergence time in autumn (Table 3-1).

4. Seed germination traits and their variation

Using seeds from typical populations of *S. media* and *S. neglecta*, germination tests were carried out after the storage under various conditions for various durations to identify the factors that are responsible for their emergence pattern in the field (Fig. 4-1). Seeds of both species were in primary dormancy at maturation.

Seeds of *S. media* lost dormancy slowly on the ground surface but quickly when buried underground outdoors (Fig. 4-2 and 3). The seeds buried in pots and kept at a constant temperature of 10, 20 or 30°C also lost dormancy quickly (Fig. 4-4). The buried seeds acquired light-sensitivity and germinated

at a wide range of temperatures from 5 to 25°C in response to light (Fig. 4-5 and 6). These results suggest the two roles of tillage in the germination of *S. media* at two stages: one to bury the dormant seeds from the ground surface into the soil, and the other to dig up the buried seeds to be exposed to light.

The dormancy break of *S. neglecta* seeds was not dependent on soil burial (Figs. 4-2 and 4). Instead, a high temperature (20-30°C) enhanced dormancy break in buried seeds, and even in dry-stored seeds (Fig. 4-2). Seeds stored on the ground surface or underground outdoors for two months during summer also lost dormancy (Figs. 4-2 and 3). However, a low temperature (10-20°C) was then required for germination (Figs. 4-5 and 6). This combination of a high-temperature requirement for dormancy break and a low-temperature requirement for germination forms a typical germination syndrome reported in other winter annuals, which can limit germination in autumn.

An additional experiment using 17 *S. media* and 10 *S. neglecta* strains from various habitats revealed basically similar germination traits of each species described above, and a clear contrast between species (Fig. 4-7, Table 4-1).

5. Flowering habits and their variation

In a preliminary experiment in which seeds were sown in November, *S. media*, *S. neglecta* and *S. neglecta* started flowering on February 24, March 8

and January 23 on the average, respectively (Fig. 5-1). Agrestal strains of *S. media* started flowering earlier than ruderal strains of the same species (Figs. 5-2 and 3).

In the next experiment, selected 17, 10 and 2 strains of *Stellaria media*, *S. neglecta* and *S. pallida*, respectively, were sown at 1-2 month intervals over a year. In two strains of *S. media* from riverside habitats and all strains of *S. neglecta*, the cohorts that were sown early in the autumn under natural conditions required a longer time to flower and had the first flower at a higher node position than the cohorts that were sown later (Fig. 5-4). In comparison, most strains of *S. media* and all strains of *S. pallida* produced the first flower at a similar node position and at a similar thermal time independently of sowing time (Fig. 5-4). Strains of *S. media* from vegetable fields required shorter thermal time to flowering than those from ruderal or semi-natural habitats, even when the latter had been adequately vernalized (Fig. 5-5).

The effects of vernalization and photoperiod on flowering time were studied using the same 29 strains. Short- and long-day treatments had little effect on flowering in all strains (Figs. 5-6 and 7). A comparison between the plants in a greenhouse (minimum temperature > 10 °C) and natural winter conditions revealed a requirement for vernalization in two strains of *S. media* from riverside habitats and all strains of *S. neglecta*, and a lack of it in other strains of *S. media* and *S. pallida* (Figs. 5-6 and 7).

Conclusion

The life cycle strategy of *S. media* in cultivated areas showed little dependence on seasonal change of environment but an overall dependence on human disturbance (Fig. 6-1). Harper's (1977) explanation on the features of habitat of his "indeterminate annual" seems to well illustrate the environment to which the life cycle of *S. media* has adapted: "these species are common as weeds in horticulture where the crops in the rotation have widely different growing seasons and the weeds may be killed by cultivation in almost any season of the year". The above syndrome of life cycle traits was exhibited also by many ruderal strains of *S. media*, suggesting a "general purpose" nature of the syndrome. However, agrestal strains generally flowered earlier than ruderal strains, reflecting a difference in incidence of human disturbance.

The mode of life cycle regulation of *S. neglecta* was typical of winter annuals. Both the germination and flowering are regulated by annual change of temperature (Fig. 6-1). It seemed that *S. neglecta* requires human disturbance only for the maintenance of open habitat, but not for life cycle regulation.

S. media and *S. neglecta* are often found growing together in ruderal habitats as roadsides. However, the above results suggest that this is never due to their similar life cycle strategy. It rather implies the heterogeneity of ruderal habitats and the heterogeneity of plant strategy that can coexist in such a habitat.